Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Einige Bemerkungen über die Ammonitengattung *Hoplites* Neumayr

von

V. Uhlig,
w. M. k. A.

(Vorgelegt in der Sitzung am 6. Juli 1905.)

Seitdem E. Suess den Anstoß zur Zerlegung der Ammoniten in natürliche Gattungen gegeben hat, bestanden über den Umfang dieser Gattungen kontroverse Anschauungen. Zittel, Waagen, Neumayr u. a. schufen Genera von ziemlich weitem Umfange, indem sie aus der Fülle der Formen die größeren Stämme mit allen ihren kleineren Verzweigungen isolierten und als Gattungen kennzeichneten. A. Hyatt dagegen faßte den Gattungsbegriff weit enger und stellte schon jene kleinen und kleinsten Zweige als besondere Gattungen hin. Neumayr, Zittel und Waagen waren mehr auf die Zusammenfassung, Hyatt auf die Zersplitterung bedacht.

Die Hyatt'sche Arbeitsrichtung hat sich bekanntlich bei allen Verdiensten dieses Cephalopodenforschers in ihren letzten Ergebnissen schlecht bewährt. Um dies zu erweisen, braucht man nur an die Hyatt'sche Bearbeitung der Cephalopoden in der englischen Ausgabe der Zittel'schen Grundzüge der Paläontologie und an die Ammonitengattungen von S. Buckman zu erinnern. Die Hyatt'sche Bearbeitung der Cephalopoden zerreißt den natürlichen Zusammenhang fast aller Ammonitenstämme[1] und die Buckman'schen Gattungen

[1] Vergl. E. Haug, La classification des Ammonites de M. A. Hyatt, Revue crit. de Paléozoologie, IV. Paris 1900, p. 78 bis 86.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kennzeichnete kürzlich E. W. Benecke[1] mit den Worten: »Es ist nicht übertrieben, wenn man sagt, daß manche von Buckman zu generischer Trennung benutzte Merkmale kaum als ausreichend für eine spezifische Trennung angesehen werden können.«

Im Gegensatze zu diesen Mißerfolgen der Hyatt'schen Richtung haben die alten Ammonitengattungen Zittel's, Waagen's und Neumayr's ihren praktischen und theoretischen Wert in vieljährigem Gebrauche erwiesen und sie bilden ohne Zweifel die beste Grundlage für die weitere Arbeit. Ist der Umfang einzelner dieser Gattungen als zu groß erkannt worden oder wurden Zweige zusammengefaßt, die sich durch längere Perioden hindurch gesondert entwickelten und daher auch eine Sonderstellung im System erfordern, so konnte dieser Erkenntnis durch passende Zerlegung der alten und Abtrennung neuer Gattungen entsprechend Rechnung getragen werden, ohne den alten und bewährten Rahmen zu sprengen. In diesem Sinne hat denn auch die ursprüngliche Ammonitensystematik von Neumayr und Zittel mancherlei Ergänzungen und Abänderungen erfahren, wobei vielfach von Neumayr und anderen Hyatt'sche Gattungsnamen verwendet wurden.

Zu denjenigen Neumayr'schen Gattungen, die von diesem Prozesse bisher verhältnismäßig wenig betroffen wurden, obwohl sie eine kaum übersehbare Fülle von Formen umschließen, gehört unter anderen auch die Gattung *Hoplites*. Zwar wurden im Laufe der Jahre einzelne Gruppen als besondere Gattungen abgetrennt, wie *Sonneratia* Bayle, *Pulchellia* Uhlig, *Aulacostephanus* Sutner und Pompeckj, *Parahoplites* Anthula; dafür kamen aber neue Typen in beträchtlicher Zahl hinzu und so blieb der Umfang dieser Gattung nach wie vor ein sehr großer. Einzelne Autoren erblicken in dieser umfangreichen Gattung eine Vereinigung von heterogenen Elementen, wie Steuer[2] und Cossman.[3] Auch Ch. Sarasin

[1] Versteinerungen der Eisenerzformation von Deutsch-Lothringen und Luxemburg. Abhandlung für geolog. Spezialkarte von Elsaß-Lothringen. Neue Folge, Heft VI, Straßburg i. E. 1905, p. 57.

[2] Argentinische Juraablagerungen, Paläontol. Abhandlung von Dames und Kayser, Neue Folge, Bd. III, 1897, p. 79 bis 94.

[3] Revue critique de Paléozoologie 1899, p. 115.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vertrat ursprünglich diese Anschauung, verließ sie aber später zu Gunsten der Annahme der Einheitlichkeit der Hopliten. Wie jetzt Sarasin,[1] so betrachtet auch A. von Koenen[2] die Hopliten als eine einheitliche natürliche Gruppe.

Es braucht hier nicht betont zu werden, mit welchen Schwierigkeiten die Entscheidung über derartige Fragen verknüpft ist. Jedenfalls führt die Untersuchung möglichst zahlreicher Stücke aus verschiedenen Gruppen am sichersten zum Ziele und deshalb glaubte ich, mit der Untersuchung der an Hopliten so reichen Fauna der asiatischen Spiti shales beschäftigt, die günstige Gelegenheit, die dieses Material darbot, nicht ungenützt lassen zu sollen, um einen Beitrag zur Aufklärung der Hoplitensystematik zu liefern. Die Ergebnisse der einschlägigen Untersuchungen werden einen Teil meiner im Zuge befindlichen Publikation über die Fauna der Spiti shales bilden und hier durch entsprechende Abbildungen erläutert sein. Da jedoch bis zum völligen Abschlusse dieser Arbeit noch längere Zeit verfließen wird, erscheint es vielleicht angemessen, eine kurze Darstellung der systematischen Ergebnisse der Untersuchung der Hopliten der ausführlichen Publikation vorangehen zu lassen.

Das Auftreten der Gattung *Hoplites* wurde von Neumayr bekanntlich in die Kimmeridgestufe versetzt und hier an die kleine Formengruppe des Am. *eudoxus* und *pseudomutabilis* geknüpft. An diese Formen und speziell an Am. *progenitor* Opp. von Stramberg sollten sich die sogenannten »Dentaten« des Neokom und Gault anschließen.[3] Als Vorfahren der *Eudoxus*-Gruppe wurden von Neumayr mit *Perisphinctes involutus* verwandte Formen ins Auge gefaßt und so die Hopliten als Seitenzweig des Perisphinctenstammes erklärt. Später stellte Neumayr den Am. *involutus* an den Beginn der *Holcostephanus*-Reihe und verlegte daher den Ursprung der Hopliten in die Grenzformen von *Perisphinctes* und *Holcostephanus*.[4]

[1] Quelq. considerat. sur les genres Hoplites etc. Bull. Soc. géol. France, 3. sér., t. XXV, p. 776.

[2] Ammonitiden des norddeutsch. Neokom, p. 171.

[3] Zeitschrift der deutsch. geol. Gesellschaft 1875, p. 927.

[4] Hilsammonitiden, p. 34.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die *Eudoxus*-Gruppe hat mit ihren an der Externseite unterbrochenen und im unteren Flankenteile knotig verdickten Rippen in der Tat eine nicht geringe habituelle Ähnlichkeit mit den Hopliten. Bei näherer Betrachtung erkennt man aber, daß das Wesen der Skulptur der *Eudoxus*-Gruppe in den tief gespaltenen, aus Nabelwandknoten hervorgehenden und wenig geschwungenen Rippen besteht.

Ganz anders geartet ist dagegen die Skulptur der großen Hauptmasse der neokomen Hopliten: hier herrschen stärker geschwungene und im oberen Teile der Flanken gespaltene Rippen. Auf den Spaltungsstellen entstehen häufig Knoten und Dornen, die bei dem ersteren Typus durchaus fehlen. Diese beiden Skulpturtypen stehen einander unvermittelt gegenüber, kein Übergang führt von dem einen zu dem andern Typus und es besteht daher auch keine Kontinuität zwischen ihnen.

Die Beachtung dieser Skulpturtypen setzt uns in die Lage, an Stelle eines einheitlichen Hoplitenstammes, wie ihn Neumayr verstand, zwei Stämme zu unterscheiden, die sich als Träger jener Skulpturtypen in Oberjura und Unterkreide entwickeln. Der eine kann als Stamm der neokomen Hopliten, der andere als *Aulacostephanus*-Stamm bezeichnet werden.

Wir können die Verschiedenheit dieser Stämme schon an ihrer Wurzel erfassen und ihre Entwicklung namentlich in der ersten Periode sehr gut verfolgen. Im Neokom und Gault dagegen bleibt die Stellung einzelner Formen unbestimmt. Leider befinden sich darunter die reich verzierten Hopliten des Gault, also gerade jene Typen, auf welche die Bezeichnung *Hoplites* Neum. nach dem Vorschlage Steuer's zu beschränken, bei mehreren Autoren die Neigung besteht. Könnte man es verantworten, die Gaulthopliten mit Bestimmtheit an den *Aulacostephanus*-Stamm anzuschließen, so müßte die größere Hauptmasse der neokomen Formen, die man als Hopliten zu bezeichnen sich gewöhnt hat, den Anspruch auf diesen Gattungsnamen aufgeben. Die Unmöglichkeit, heute schon eine bestimmte Ansicht in dieser Beziehung auszusprechen, beeinträchtigt nicht nur das Bild des Entwicklungsganges unserer Formen, sondern schafft auch formale Schwierigkeiten für die Systematik. Wir müssen uns daher mit dem Gedanken abfinden, daß die weiter

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

unten folgenden Bezeichnungen teilweise einen provisorischen Charakter tragen.

I. Der Aulacostephanus-Stamm.

Der selbständigen Stellung der *Eudoxus*-Gruppe haben zuerst J. Pompeckj und L. v. Sutner Rechnung getragen, indem sie für diese Gruppe die Gattung *Aulacostephanus* begründeten[1]. Der Umfang dieser Gattung kann durch folgende Arten ungefähr umgrenzt werden: *Aulacostephanus eudoxus* d'Orb., *mutabilis* Sow., *pseudomutabilis* Lor., *phorus* Dum. et Font. *autissiodorensis* Cott., *Undorae* Pavl., *subundorae* Pavl., *Syrti* Pavl., *jasonoides* Pavl., *Kirghisensis* d'Orb., *Stuckenbergi* Pavl., *progenitor* Opp.

Die Anschauung Neumayr's über die Herkunft der *Eudoxus*-Gruppe, der jetzigen Gattung *Aulacostephanus*, wurde zuerst von L. Würtenberger einerseits vertieft, andrerseits berichtigt; in sehr fesselnden Ausführungen zeigt Würtenberger[2], daß neben Am. *involutus* auch Am. *biplex bifurcatus* Am. (*Witteanus* Opp.), *stephanoides* Opp., *Strauchianus* Opp. Ausgangspunkte der *Mutabilis*-Ammoniten bildeten, daß aber diese Formen nicht mit *Perisphinctes*, sondern mit der *Anceps*-Gruppe des Kelloway, der jetzigen Gattung *Reineckia*, zusammenhängen. Die genannten Ursprungsformen, an die noch Am. *trimerus* Opp., *trifurcatus* Qu., *anceps albus* Qu. anzuschließen sind[3], zeigen sämtlich tiefgespaltene Rippen, deren Ausgangsstellen an der Naht zu Knoten verdickt sind; auf den inneren Windungen herrschen häufig drei- und mehrspaltige, auf den äußeren zweispaltige Rippen.

Diese Skulptur ist so charakteristisch und stimmt so gut mit *Reineckia* überein, daß an dem Zusammenhange dieser Typen mit *Reineckia* kein Zweifel bestehen kann. Eine nähere spezielle Untersuchung dieser Formen wäre um so wünschenswerter

[1] Zittel, Grundzüge der Paläontologie 1903, p. 460.

[2] Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten, Leipzig 1880, p. 81 bis 87 und Stammtafeln.

[3] Vielleicht auch *Ammonites desmonotus* Opp., *striolaris* Qu., *lepidulus* Opp.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und interessanter, als wir in ihnen die Ausgangspunkte nicht nur der Aulacostephanen, sondern auch der Himalayiten erblicken müssen.

Die Ansicht Würtenberger's über den Zusammenhang von *Aulacostephanus* und *Reineckia* wurde in der Folgezeit von Zittel,[1] Steinmann, Nikitin[2] und anderen geteilt und dürfte gegenwärtig vielseitig angenommen sein.

Weit schwieriger als die Herkunft der Aulacostephanen ist die Frage ihrer Fortentwicklung zur Zeit der Unterkreide zu beantworten. Im Neokom beschränken sich die Arten, die man auf den Aulacostephanen-Stamm beziehen könnte, auf die kleine Gruppe des *Hoplites ambiguus* Uhl.,[3] *H. himalayanus* Uhl. n. sp., *H. hystrix* Neum., Uhl. Bei *H. ambiguus* und seinen Verwandten erscheinen tiefgespaltene Rippenbündel erst am Vorderende des Gehäuses. Da ihnen im frühesten und im mittleren Stadium die typische Skulptur der Neokomhopliten vorausgeht, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß die an *Aulacostephanus* erinnernde Bündelskulptur dieser Formen eine selbständige Erwerbung im Altersstadium bildet und daher diese Formen phylogenetisch mit *Aulacostephanus* nichts zu tun haben. Weniger sicher ist dies aber, wie wir weiter unten bemerken werden, bei *H. Cautleyi* Opp. sp. *H. himalayanus* Uhl. n. sp. und *H. hystrix*.

Im Gault wiederholt sich der Skulpturtypus des *Aulacostephanus*-Stammes bei der großen Gruppe der grobknotigen Gaulthopliten. Bei der Schwierigkeit der Entscheidung über die Stammeszugehörigkeit dieser Formen lassen wir diese Frage vorläufig offen, neigen uns aber zu der Annahme hin, daß auch die Gaulthopliten nicht an den *Aulacostephanus*-Stamm,

---

[1] Grundzüge der Paläontologie, 1. Aufl. 1895, p. 423. In der 2. Auflage der »Grundzüge« ist *Aulacostephanus* nicht an *Reineckia* angeschlossen, sondern wird mit *Hoplites* in die Familie der Cosmoceratiden eingereiht. Die Cephalopoden sind in der 2. Auflage der »Grundzüge« von Pompeckj bearbeitet.

[2] Vestiges de la per. crét. dans. la Russie méridionale. Mém. Com. géol. V. St. Petersburg 1888, p. 172.

[3] V. Uhlig, Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischter Schichten. Denkschr. kais. Akademie, 72. Bd., 1901, p. 45.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sondern an den Stamm der Neokomhopliten anzuschließen sind.

Ist diese letztere Auffassung richtig, so wäre der *Aulacostephanus*-Stamm nach einer kurzen, nicht besonders reichen Akme schon im Tithon ausgestorben. Gehörten aber die erwähnten Neokomformen und die Gaulthopliten doch zum Aulacostephanen-Stamme, so hätte dieser Stamm nach einer ersten Blütenperiode im Kimmeridge und einer kärglichen Fortbildung im Tithon und Neokom eine zweite Blütenperiode im Gault erlebt.

Die Gattung *Aulacostephanus* ist nach den bisherigen Funden namentlich im außeralpinen und russischen Kimmeridge entwickelt. Die *Spiti*-Fauna hat bisher keinen Vertreter dieser Gattung geliefert. Dagegen scheinen in Argentinien verwandte Formen vorzukommen, die von Steuer unter dem Gattungsnamen *Odontoceras* (*Steueroceras* Cossmann) beschrieben und an eine Art aus dem Kimmeridge von Weymouth (*Steueroceras anglicum* Steuer) angeschlossen wurden[1].

Die Rippen dieser Arten sind zwar stärker geschwungen und bei *St. anglicum* und *transgrediens* auch viel dichter gestellt, als bei *Aulacostephanus* die Regel ist, aber sie entspringen zu Bündeln vereinigt aus kleinen Nahtknoten, schließen sich also in einem sehr wichtigen Merkmale der Gattung *Aulacostephanus* an.

Steuer knüpft diese Arten nicht an *Aulacostephanus*, sondern an *Cosmoceras* an und man muß auch zugeben, daß eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit gewissen *Cosmoceras*, besonders *Cosmoc.* Jason, besteht. Auf Grund der Unter-

---

[1] Der Name *Odontoceras* wurde, weil bereits vergeben, von Cossmann durch *Steueroceras* ersetzt. Steuer reiht in diese Gattung eine große Zahl von ihm beschriebener argentinischer Arten ein, die der großen Mehrzahl nach ersichtlich nichts mit *Steueroc. anglicum* und *transgrediens* zu tun haben, sondern verschiedenen anderen Gattungen angehören. Er gibt zwar nicht ausdrücklich an, welche Art er als Typus seiner Gattung betrachtet, da er aber seine ganze Beschreibung und auch den Namen *Odontoceras* an *Am. anglicus* und *transgrediens* anknüpft, so ist der Name *Odontoceras*, beziehentlich *Steueroceras* zunächst diesen Arten vorzubehalten. Diese Auffassung hat auch schon M. Cossmann ausgesprochen, vgl. Revue crit. de Paléozoologie, 1898, p. 115.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

suchung des Originalexemplares von *Steueroc. transgrediens*, die mir dank der Freundlichkeit des Herrn A. v. Koenen ermöglicht war, muß ich aber die Verwandtschaft mit *Aulacostephanus* für viel wahrscheinlicher halten. Ob die Gattung *Steueroceras* aufrecht zu erhalten oder mit *Aulacostephanus* zu vereinigen ist, möchte ich vorläufig unentschieden lassen. Das müßte die Untersuchung umfassender Materialien ergeben. Sollte es sich zeigen, daß die Aulacostephanen, ähnlich wie dies bei *Steueroc. transgrediens* der Fall ist, auf der Wohnkammer einzeln entstehende und ungespaltene Rippen tragen, so wäre dies ein starkes Argument zu Gunsten der Zusammengehörigkeit dieser Gattungen.[1]

II. Der Stamm der Neokomhopliten.

Die Skulptur ermöglicht in der Flut von Formen, die diesem Stamme entsprießen, die erste allgemeine Orientierung: Wir können hier Formen mit ziemlich geraden und hochgespaltenen Einzelrippen, dann solche mit dornentragenden Rippen und endlich solche mit geschwungenen Rippen bei schwacher Knotenbildung unterscheiden. Der Einfachheit halber wollen wir die ersten als perisphinctoide, die zweiten als trituberculate, die letzten als costate Formen bezeichnen. Bei den trituberculaten Formen besteht die Skulptur aus starken Hauptrippen mit je einem Innen-, Mittel- und Außendorn und schwächeren, nur an der Externseite mit Knoten versehenen Spaltrippen. Bei den costaten Formen sind alle Rippen ungefähr gleich stark und nur an der Nabelwand und der Externseite knotig verdickt.

[1] Das Exemplar aus dem Kimmeridge von Weymouth, das Steuer als *O. anglicum* beschrieben hat, ist dem Autor von Prof. A. Pavlow mit der Bezeichnung *Am. pseudomutabilis* zugekommen. Daher hat auch Pavlow, oder wer sonst das betreffende Stück bestimmt hat, die Verwandtschaft mit *Aulacostephanus* angenommen. Es ist nicht ohne Interesse, hier zu bemerken, daß sich bei dem Originalexemplar von *Steueroc. transgrediens* zwischen den Externzähnchen der Luftkammern eine feine Kalklamelle ausbreitet, welche die einzelnen Zähnchen miteinander verbindet, eine Erscheinung, die meines Wissens bei Ammoniten bisher nicht bekannt ist.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der Querschnitt zeigt bei den perisphinctoiden Formen eine hoch elliptische, an der Externseite etwas abgeplattete Form.

Die costaten Typen haben einen gerundet trapezförmigen, seltener elliptischen, die trituberculaten häufig einen achteckigen Querschnitt.

Stets ist der Externlobus nur wenig kürzer als der erste Lateral, stets ist auch der Externsattel sehr breit und durch einen Sekundärlobus geteilt. Auch der zweite Lateral und die Hilfsloben variieren wenig. Der erste Lateral dagegen kann eine wechselvolle Gestaltung annehmen. Bei der Mehrzahl der Arten hat er einen langen und kräftigen Stamm mit subsymmetrischen Seitenästen und einen längeren Endast. Der Stamm des ersten Lateral kann aber eine Verkürzung erfahren (*Neocomites*) oder selbst trichterförmig gestaltet sein. In letzterem Falle sind die Seitenäste bei starker Verzweigung unsymmetrisch ausgebildet (Gruppe des *Neoc. amblygonius*). Bei manchen *Acanthodiscus* ist der Stamm des ersten Lateral stark verschmälert. Bei der Gruppe des *H. Leopoldi* sind die Loben reduziert, der erste Lateral ist plump und unsymmetrisch gespalten.

a) Perisphinctoide Formen.

Die primitivsten Formen des Stammes der Neokom-Hopliten sind offenbar die perisphinctoiden. So innig sind diese Formen an ihrer Wurzel mit gewissen Perisphincten verknüpft, daß es nicht leicht ist, hier eine Grenze zu ziehen. Zittel und Pictet[1] waren wohl die ersten, die unter diesen scheinbar einförmigen Ammoniten schärfere Unterscheidungen vollzogen und namentlich drei Typen hervorgehoben haben: *Am. transitorius* Opp., *Am. Callisto* d'Orb., *Am. privasensis* Pict.

Von diesen Typen steht *Am. transitorius* offenbar noch in sehr engem Verbande mit dem Perisphinctenstamme. Die Externfurche ist noch schmal, die Rippen vollständig perisphinctenartig, die Lobenlinie mit ihrem schmalen ersten Lateral, dem

[1] Mélanges paléontol., p. 245.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schiefgestellten zweiten Lateral, dem stark herabhängenden Nahtlobus und dem langen Externlobus zeigt im wesentlichen noch den Charakter der Perisphincten. Wir werden daher *Am. transitorius* und seine Verwandten an *Perisphinctes* im weiteren Sinne anschließen.

Bei *Am. privasensis* sind die Rippen zwar auch ziemlich gerade und oberhalb der Flankenmitte gespalten, allein die Externfurche ist breiter und tiefer als bei *Am. transitorius* und die Rippenenden zu beiden Seiten der Furche zeigen eine ausgesprochene Neigung zur Verdickung und somit die erste Andeutung einer Mutationsrichtung, die für die Hopliten bezeichnend, den Perisphincten dagegen fremd ist. Auch die Rippenspaltungsstelle läßt leichte Spuren von Verdickung im Sinne der Hoplitenskulptur erkennen.

Unter den Ausläufern der Perisphincten zeigt daher zuerst *Am. privasensis* die neue Mutationsrichtung der Hopliten in zwar schwacher, aber klarer Ausbildung; wir werden daher, so nahe auch *Am. privasensis* und *transitorius* sonst einander stehen, zwischen diesen Formen einen systematischen Schnitt hindurchziehen und *Am. privasensis* an *Hoplites* angliedern müssen. *Am. Callisto* d'Orb. rückt schon um einen kleinen Schritt näher an die Hauptmasse der Hopliten heran, denn bei dieser Form sind die Rippen schon etwas stärker geschwungen und tiefer gespalten und die Rippenenden zu beiden Seiten der Externfurche sind etwas deutlicher verdickt. Auch im Lobenbau dieser Formen spricht sich deutlich der Hoplitencharakter aus.

Ähnlich wie *Am. privasensis* und *Callisto* verhalten sich einige andere Formen des Obertithon und der Berriasstufe. Bei einigen von ihnen kommen weitere Hoplitenmerkmale zu erster schwacher Ausprägung: bei *Am. abscissus* Opp. die knotenförmige Verdickung der Rippen an der Nabelwand, bei *Am. obtusenodosus* Ret. die Verdickung der Rippenspaltungstellen, bei *Am.* n. sp. aff. *privasensis* Pict. aus dem Spiti shales vereinzelte Rippenbündelung.

Hiedurch erscheinen die perisphinctoiden Hopliten eng an die Hauptmasse der übrigen, weiter vorgeschrittenen Formen geknüpft. Manche von diesen letzteren durchlaufen ein Jugend-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stadium, das vollständig der Skulptur der perisphinctoiden Typen entspricht, wie z. B. *Hopl. Michaelis* Uhl., *Hopl. hystricoides* Uhl., *Hopl. Ruprechti* Opp. sp.[1]

Bei aller Verwandtschaft der perisphinctoiden Typen mit den vorgeschrittenen Neokomhopliten läßt sich aber doch auf der anderen Seite nicht verkennen, daß zwischen diesen Gruppen ein großer Abstand besteht. Die Systematik sollte dieser Tatsache Rechnung tragen und in diesem Sinne schlage ich für die perisphinctoiden Formen die neue generische Bezeichnung *Berriasella* vor.

Zu *Berriasella* können folgende Arten eingereiht werden:

Berriasella privasensis Pictet sp.
» *Callisto* d'Orbigny sp.
» cf. *privasensis* Bogoslowsky.
» *Oppeli Kilian* (*H. Callisto* Zittel, non d'Orb.)
» *carpathica* Oppel sp.
» *abscissa* Oppel sp.
» *delphinensis* Kilian sp.
» *subcallisto* Toucas sp.
» *Callisto*, var. *Berthei* Touc.
» *consanguinea* Retowski sp.
» *obtusenodosa* Retowski sp.
» *Janus* Retowski.
» *pontica* Retowsky sp. (Simionescu).
» *Kokeni* Behrendsen sp.
» *mendozana* Behrendsen sp.
» *rjasanensis* Lahusen sp. (Nikitin).
» *subrjasanensis* Nikitin.

[1] Zittel bemerkt in den Grundzügen der Paläontologie, 1. Aufl. p. 459, es ließe sich nicht mit Sicherheit entscheiden, »ob *Hoplites* als Nachkomme von *Cosmoceras* oder, wie Neumayr annimmt, von *Perisphinctes* zu betrachten ist«. Da er aber *Hoplites* in die Familie der Cosmoceratiden stellt, so neigt er sich offenbar zu der ersteren Eventualität hin. Mit ihm Steuer. Verfolgt man aber die Beziehungen der perisphinctoiden Hopliten zu den Neokomhopliten im einzelnen, so wird man nicht umhin können, den Stamm der Neokomhopliten von *Perisphinctes* abzuleiten. Für den Anschluß an *Cosmoceras* ist nichts entscheidendes vorgebracht worden und man ließ sich wohl hauptsächlich von einer gewissen äußeren Ähnlichkeit leiten.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Berriasella swistoviana Nikitin. sp.
» *vetusta* Steuer sp. (?).
» *peregina* Burckhardt sp.
» *australis* Burckhardt sp.
» *molinensis* Burckhardt sp.
» cf. *Theodorii* Burckhardt (non Oppel).

Vielleicht gehören auch *H. Tenochi* Felix[1] und *H. Xipei* Felix hieher.

Die Berriasellen treten sowohl in der alten wie in der neuen Welt auf und zeichnen sich durch weite Verbreitung aus. Ihr Hauptlager bilden die Horizonte von Stramberg, Berrias, Rjazan, kurz die Grenzschichten zwischen Jura und Kreide. Oberhalb dieser Grenzschichten, im Unterneokom, machen die Berriasellen vorgeschrittenen Typen Platz, unterhalb herrschen Perisphincten. Dessen ungeachtet erscheinen in den Grenzschichten zugleich mit Berriasellen auch schon die ersten vorgeschrittenen Formen, eine Tatsache, auf die wir noch zurückkommen werden.

In der Fauna der Spiti shales ist die Gattung *Berriasella* nur durch zwei, leider nur mangelhaft erhaltene Arten: *Berriasella privasensis* Pict. sp. und *Berriasella* n. sp. ind. aff. *privasensis* Pict. vertreten. Die Unvollständigkeit dieser Reste ist um so mehr zu bedauern, als in den Spiti shales eine reich entwickelte, geschlossene Formengruppe vorkommt, die sich augenscheinlich nahe an *Berriasella Callisto* d'Orb. anschließt. *Am. Wallichi* Gray ist die altbekannte Leitform dieser Gruppe, für welche wir die neue Gattungsbezeichnung *Blanfordia* in Vorschlag bringen.

Alle Formen der Gattung *Blanfordia* durchlaufen in ihrer Ontogenese ein gemeinsames Jugendstadium mit einer Skulptur, die im wesentlichen der *Berriasella Callisto* d'Orb. sp. entspricht. Die Schale ist in diesem Stadium mit leicht geschwungenen Rippen bedeckt, die an der Naht einzeln entspringen, sich etwas über der Mitte der Flanken in zwei Sekundärrippen gabeln und auf der Externseite durch eine

[1] Mexikan. Kreide. Taf. 38, Fig. 3, Taf. 39.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Furche oder ein glattes Band unterbrochen und zu beiden Seiten dieses Bandes knotig verdickt sind. Bei einzelnen Formen, wie *B. Wallichi, B. subquadrata, B. applanata* hält dieses primitive Stadium bis in das Alter an; erst bei bedeutender Größe tritt vor Beginn der Wohnkammer eine leichte Veränderung ein, indem sich hier der enge Zusammenhang der Sekundärrippen mit den Hauptrippen ein wenig lockert und einzelne Schaltrippen auftreten. Bei anderen Formen vermehren sich die Sekundärrippen, so daß bei *B. curvatus, B. Böhmi* je drei, bei *B. Middlemissi* und *B. Celebrant* je vier und fünf, ja selbst sechs Sekundärrippen auf eine Hauptrippe entfallen. Dabei bleibt der Zusammenhang mit der Hauptrippe bald so deutlich erhalten, daß Rippenbündel entstehen, bald schieben sich Spaltrippen ein. Mit dieser Veränderung läuft eine knotenförmige Verdickung der Rippenspaltungstelle parallel, die im extremsten Falle bei *B. Celebrant* zur Ausbildung wuchtiger kegelförmig vorspringender Knoten führt. Bei *B. Celebrant* treten diese Knoten schon in sehr frühem Stadium auf, bei *B. Böhmi* etwas später. Von dieser Knotenbildung ist wohl zu unterscheiden das Vorkommen von feinen Knötchen auf den Jugendwindungen, die sich bei einem Exemplare von *B. rotundidoma* schon bei 7 *mm* Durchmesser einstellen und bei 23 *mm* Durchmesser allmählich bis auf geringe Spuren verschwinden.

Die Externfurche bleibt bei den sich unmittelbar an *B. Wallichi* anschließenden Arten bis nahe an die Wohnkammer deutlich erhalten, erst in diesem Stadium wird die Furche flach und undeutlich und die Rippen ziehen ununterbrochen, wenn auch mehr oder minder stark abgeschwächt, über den Externteil. Bei anderen Formen verliert sich die Furche etwas früher, bleibt aber selbst bei den größten Exemplaren durch die Abschwächung der Rippen auf der Externseite kenntlich. Die Knoten der Externseite sind nur bei wenigen Formen (*B. acuticosta*) deutlich entwickelt, markieren sich indessen als leichte Verdickungen einzelner Rippen selbst bei großen Exemplaren.

Nahtknoten sind bei keiner Form dieser Gruppe entwickelt, ebenso ist niemals eine deutliche Vereinigung zweier Hauptrippen an der Naht zu erkennen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei allen Blanfordien ändert sich im Laufe der Ontogenese das Verhältnis der Dicke zur Höhe der Umgänge in dem Sinne, daß mit zunehmender Größe die Dicke stärker wächst als die Höhe. Dieses Verhältnis herrscht nicht nur bei den Formen der Spiti shales, sondern wurde von G. Böhm auch bei den Formen von Niederländisch-Indien angetroffen. Die stärkere Zunahme der Dicke ist allerdings meistens nicht bedeutend, z. B. nicht so bedeutend wie bei der Gattung *Himalayites*; bei einzelnen Arten ist sie sogar nur ganz gering, aber doch immerhin erkennbar. Der Querschnitt ist bei vielen Formen mindestens in der Jugend elliptisch und kann von dieser Grundform aus bald einen trapezförmigen, bald einen subquadratischen, bald einen gerundet-niedergedrückten Umriß annehmen. Die am stärksten aufgeblähten Formen, wie *B. Celebrani* und *Middlemissi*, haben schon in der Jugend ziemlich dicke Windungen. Von diesen Veränderungen wird verhältnismäßig am wenigsten die Nabelwand betroffen, die bei allen Formen leicht gerundet und von den Flanken niemals deutlich abgegrenzt ist und fast stets mehr oder minder schräg, selten steil zum weiten, oft trichterförmigen Nabel abfällt.

Die Lobenlinie zeigt nur geringfügige Abänderungen. Der Extern- und der erste Laterallobus sind ungefähr gleich lang, der erste Laterallobus hat einen kräftigen Stamm, von dem ein schlanker Endast, zwei Haupt- und mehrere sekundäre Seitenäste subsymmetrisch abgehen. Der zweite Seitenlobus ist viel kürzer als der erste, er ist bei den schlanken Formen der Gattung etwas mehr schief gestellt und etwas mehr unsymmetrisch als bei den dick aufgeblähten. Bei den dicken Formen *B. Celebrani* und *Hoplites* sp. ind. G. Böhm zeigt er einen kurzen, breiten Stamm und einen auffallend langen schmalen Endast. Der Externsattel ist fast bei allen Formen durch einen langen Sekundärlobus in zwei Partien geteilt. Die beiden Partien des Externsattels sind bei einzelnen Formen, wie *B. Celebrani*, *B. Cricki*, *B. curvata*, ungefähr gleich groß, bei anderen, wie besonders bei *B. Wallichi*, ist die innere Partie kleiner als die äußere. Der erste Seitensattel ist im allgemeinen etwas schlanker als der Externsattel. Bei der Mehrzahl der Formen greift ein Sekundärlobus schief in den Sattel ein und

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

teilt ihn in eine kleinere und tieferstehende äußere und eine größere und höhere innere Partie. Bei *B. applanata* sind im ersten Seitensattel, bei *B. Asseni* Böhm im Externsattel zwei Sekundärloben entwickelt. Bei *B. Rooseboomi* Böhm ist der erste Seitensattel ungemein breit. Eine bestimmte, die Abänderungen der Loben beherrschende Gesetzmäßigkeit läßt sich kaum erkennen, nur die größere Dicke der Windungen scheint mit ziemlicher Regelmäßigkeit eine größere Sattelbreite und eine bessere Ausbildung des zweiten Seitenlobus nach sich zu ziehen.

Die Gattung *Blanfordia* ist in der Fauna der Spiti shales durch folgende Arten vertreten:

Blanfordia Wallichi Gray sp.
» *rotundidoma* n. sp.
» sp. ind. aff. *Wallichi* Gray sp.
» n. sp. ind.
» *Cricki* n. sp.
» *subquadrata* n. sp.
» *applanata* n. sp.
» *latidoma* n. sp.
» *Böhmi* n. sp.
» *Middlemissi* n. sp.
» *curvata* n. sp.
» *Celebrant* n. sp.
» *acuticosta* n. sp.
» 2 n. sp. aff. *acuticosta* n. sp.

An diese Arten schließen sich auf das engste die von G. Böhm aus Niederländisch-Indien beschriebenen Formen: *Hoplites Wallichi, Hoplites Rooseboomi* G. Böhm, *Hoplites Asseni* G. Böhm und *Hoplites* n. sp. an.

Vom morphologischen Gesichtspunkte ziehen besonders gewisse Formen unsere Aufmerksamkeit auf sich, deren aufgeblähte Gehäuse mit schwerknotigen, verdickten und reichlich gespaltenen Rippen versehen sind, wie *Bl. latidoma, Cricki, Middlemissi, Celebrant.* Bei einigen dieser Arten erfährt diese Mutationsrichtung eine derartig extreme Steigerung, daß diese Arten ein durchaus fremdartiges, nicht an *Hoplites*, sondern eher

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

an gewisse Holcostephanen, Perisphincten (besonders *Perisphinctes Pottingeri* Waag. und Futterer), an die Himalayiten oder gewisse Reineckien erinnerndes Gepräge angenommen haben. Es bedarf in der Tat einer gewissen Sorgfalt, um den Zusammenhang dieser extremen Typen mit den primitiveren Formen nicht zu übersehen. Unter den Holcostephanen gewinnen verschiedene Zweige eine annähernde Ähnlichkeit mit unseren Formen, so unter den Spiticeren besonders *Spitic. Stanleyi* Opp. sp., unter den Polyptychiten P. *Keyserlingi* Neum. und Uhl., *marginatus* Roem., *polyptychus* Keys., unter den Simbirskiten *S. coronula* Koen. Die Himalayiten unterscheiden sich zwar durch die Existenz von langen Zwischenrippen, welche die Naht erreichen, aber dennoch kann auch hier, wie bei *Reineckia* (besonders *R. latior* Steu.), die Ähnlichkeit mit diesen extremen Blanfordien sehr groß werden. Wir haben es da mit einem sehr lehrreichen Beispiel von Konvergenz mehrerer Ammonitenzweige zu tun, deren Wurzeln gewiß recht weit voneinander entfernt sind.

Weit schwieriger als diese Konvergenzerscheinungen ist das Verhältnis der asiatischen Blanfordien zu der Gattung *Berriasella* in dem oben angedeuteten Umfange zu beurteilen. Die Berriasellen bilden Formen von kleinerem Wuchse und mit feineren und zahlreicheren Rippen und mit steilerer Nabelwand und weniger verästelten Loben als die Blanfordien. Die Rippen der Berriasellen sind ferner etwas weniger geschwungen und zeigen zuweilen eine Neigung zur Verdickung der Ursprungstelle, während die Rippen der Blanfordien an der Naht unmerklich einsetzen und bis zur Mitte der Flanken allmählich an Stärke zunehmen.

Diese Unterschiede würden aber kaum Beachtung verdienen, wenn nicht die Tatsache bestände, daß die Blanfordien eine überaus einheitliche Gruppe bilden, die einen Entwicklungsweg einschlägt, der bei den Berriasellen gänzlich unbekannt ist. Jene stark divergierenden Formen mit aufgeblähten Umgängen, verdickten, knotigen Hauptrippen und zahlreichen Sekundärrippen, welche den asiatischen Blanfordien ein so bezeichnendes Gepräge verleihen, fehlen bei den Berriasellen gänzlich. Es bedarf immerhin eines gewissen Studiums, um die Verwandt-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schaft der Blanfordien mit den Berriasellen festzustellen. Dagegen erkennt man auf den ersten Blick die Identität der ostindischen mit den niederländisch-indischen Blanfordien. Diese Tatsache scheint mir für die Geschlossenheit und für die besondere Entwicklungsrichtung der Blanfordien ungemein bezeichnend und für die Auffassung des Verhältnisses zu den Berriasellen entscheidend zu sein. Wir haben mit der Tatsache zu rechnen, daß die Blanfordien einen besonderen Entwicklungsweg einschlagen, den sie als eine ungemein geschlossene Einheit verfolgen. Bei ihrer Verwandtschaft mit den Berriasellen könnte man sie als einen gesonderten, eigentümlich abgeänderten Zweig der Berriasellen betrachten. Es scheint mir die Aufgabe eines natürlichen Systems zu sein, derartige Entwicklungserscheinungen zum Ausdruck zu bringen und darum halte ich es für notwendig, die Blanfordien als besondere Untergattung auszuscheiden. Es wäre von hohem Interesse, die geographische Verbreitung der Blanfordien genauer zu kennen. Vorläufig erscheinen sie als eine für die indische Provinz charakteristische Gruppe, deren vertikale Verbreitung wahrscheinlich den Grenzschichten von Jura und Kreide entspricht.

b) Trituberculate Formen.

Acanthodiscus nov. genus.

Der allgemeine Skulpturtypus dieser im Neokom eine große Rolle spielenden Formen, die wir hier unter dem neuen Namen *Acanthodiscus* vereinigen, ist so oft geschildert worden, daß wir uns die Mühe ersparen können, diese Schilderung hier zu wiederholen.

Acanthodiscus macht ein costates Jugendstadium durch, das bei einigen Formen fast bis in das mittlere Wachstumstadium anhält, bei anderen dagegen schon frühzeitig von der trituberculaten Skulptur verdrängt wird. Bei einigen wenigen extrem gestalteten Formen, wie *Acanthodiscus subradiatus* und *hexagonus* scheint es sogar fast gänzlich aus der Ontogenese herausgedrängt zu sein, denn die genannten Formen zeigen nach Exemplaren aus den Spiti shales schon bei 6 *mm*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Durchmesser die trituberculate Entwicklung. Ob das costate Jugendstadium bei allen *Acanthodiscus* denselben Typus zeigt, ist bei der Unvollständgkeit unseres Materiales schwer festzustellen und noch nicht genügend genau untersucht. Das costate Stadium von *Acanthodiscus Ruprechti* Opp. sp., *A. spitiensis* n. sp., *A. asiaticus* n. sp., *A. Michaelis* Uhl., *A. hystricoides* Uhl. hat gänzlich den Charakter von *Berriasella*. Da alle *Acanthodiscus*, gleichgültig wie sich ihre Jugendentwicklung vollzieht, im erwachsenen Stadium in inniger Weise mit einander verknüpft sind, hat es den Anschein, als wäre den Abweichungen des Jugendstadiums in phylogenetischer Beziehung nicht allzuviel Gewicht beizulegen. Die abweichenden Jugendstadien finden sich bei solchen Formen, bei denen die Ontogenese stark abgekürzt ist und die eine extrem trituberculate Skulptur aufweisen. Es liegt nahe, daß gerade von diesen Formen schon im frühesten Jugendstadium caenogenetische Merkmale erworben wurden, welche die Entwicklungsgeschichte, um mich dieses viel verwendeten Ausdruckes zu bedienen, »fälschten«.

Das starke Vorspringen der Knoten bedingt bei den meisten *Acanthodiscus* die mehr oder minder kantige, oft achtseitige Form des Windungsquerschnittes. Es hat ferner eine gewisse Verzerrung des Binnenraumes des Gehäuses zur Folge, die vielleicht wiederum auf die eigentümlichen Schwankungen der Loben bei *Acanthodiscus* von Einfluß ist.

Bei allen Formen, deren Loben bekannt sind, sind die Zahl und so ziemlich auch die Stellung der Loben und die Zahl ihrer Hauptzweige konstant, aber der Grad der Verästelung, die Länge der Äste und die Breite der Stämme variieren nicht unbeträchtlich. *A. Hoockeri* und *A. acanthoptychus* n. sp. haben ziemlich breite, *A. subradiatus* n. sp., *Sömmeringi* Opp., *octagonus* Str. sp., *asiaticus* n. sp. ziemlich schmale Lobenstämme. Der europäische *Acanthod. radiatus*[1] und der indische *A. subradiatus* stehen einander in jeder Beziehung ungemein nahe; dennoch zeigt dieser sehr schmale, jener auffallend breite Lobenstämme.

[1] Vgl. Neumayr und Uhlig. Hilsammonitiden, Taf. 34, Fig. 2*b*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Unter den indischen *Acanthodiscus* zeigt die extremste Gestaltung die Gruppe des *Acanth. octagonus*, zu der wir außer dieser Art noch *A. octagonoides* n. sp. und *polyacanthus* n. sp. rechnen. Die Schaltrippen obliterieren hier vollständig oder fast vollständig und die Skulptur besteht nur aus starken Hauptrippen, die im mittleren Stadium in zwei nach vorn geneigte Gabelrippen zerfallen. Die extremste Form, *A. octagonus*, unterdrückt auch noch eine dieser Gabelrippen, so daß auf der Wohnkammer nur wenige einfache Hauptrippen mit je einem Innen-, einem Mittel- und einem Außenknoten entwickelt sind. Das costate Jugendstadium wird ungemein rasch überwunden. An die Knoten schließen sich mächtige lange Dornen an, die auf dem gekammerten Teile des Gehäuses durch Lamellen gegen das Innere abgeschieden sind. Lobenkörper schmal, bei *A. octagonus* zum Teil verzerrt. Bei dem größten Exemplar beginnt am Vorderende eine leichte Ablösung der Wohnkammer vom Gewinde. Im Zusammenhang mit dieser Erscheinung ist es von Interesse, daß die der Skulptur nach der *Octagonus*-Gruppe nächststehenden Formen Crioceren sind, und zwar *Crioceras Römeri* Neum. et Uhl., *Cr. varicosum* v. Koen., *Cr. Strombecki* v. Koen. Von ammonitisch eingerollten Formen könnten außer den schon genannten indischen Arten nur noch *Hopl. Sayni* Simion. und *Hopl. perclarus* Coq.-Math. aus dem Berriasian und Valanginian von Südfrankreich hieher gestellt werden.

Eine zweite Gruppe bilden folgende indische Arten:

Acanthodiscus subradiatus n. sp.
» *acanthinus* n. sp.
» *hundesianus* n. sp.
» *Sömmerringi* Oppel sp.
» n. sp. ind. aff. *subradiatus* n. sp.
» (?) *medea* (Strach.) Blanford sp.

Auch bei dieser Gruppe besteht wie bei der *Octagonus*-Gruppe die Tendenz nach rascher Überwindung des costaten Stadiums. Auf jede Hauptrippe entfallen mindestens zwei, häufig mehr als zwei Spalt- oder Schaltrippen. Das Externband ist ungemein breit und die Externknoten verwandeln sich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

in verstärkte, das Externband übersetzende Rippen. Nur bei dem merkwürdigen *Acanthodiscus hundesianus* entstehen an den Externrippen am Vorderrande des Gehäuses neuerdings Externknoten. Die Loben haben schmale Stämme.

Die Gruppe des *A. subradiatus* ist von der Gruppe des *H. octagonus* nicht streng geschieden. *H. Sömmerringi* Opp. bildet das Übergangsglied, denn diese Art steht hinsichtlich der Flankenskulptur der *Octagonus*-Gruppe noch sehr nahe, zeigt aber zugleich das breite, von Rippen verquerte Externband wie bei der *Subradiatus*-Gruppe.

Die große Ähnlichkeit des indischen *A. subradiatus* mit dem *A. radiatus* des europäischen Neokom ist nicht zu übersehen. Man könnte selbst an spezifische Identität denken, wäre diese nicht durch den schon erwähnten recht verschiedenen Lobenbau ausgeschlossen. Mit *H. radiatus* können wir auch noch andere europäische und amerikanische Hopliten in diese Gruppe einreihen, wie *H. Vaceki* Neum. et Uhl., *H. Ottmeri* Neum. et Uhl., *cureiensis* Kil., *H. asiuensis* Canav., *malbosiformis* Steu., *H. hospes* Bogosl., *H. micheicus* Bogosl, *H. transfigurabilis* Bogosl., *H. inexploratus* Bogosl., *H. Bonarellii* Canav., *H. Malbosi* Pict., *H. Euthymi* Pict., *H. Chaperi* Pict. Wir haben hier Formen der Berriasstufe, des Unterneokoms und des tiefsten Mittelneokoms zusammen genannt, müssen aber noch bemerken, daß das Verhältnis der geologisch älteren dieser Formen zu den geologisch jüngeren noch einer näheren Aufklärung bedarf und daher diese Zusammenstellung einen ganz provisorischen Charakter hat.

Zu einer dritten Gruppe vereinigen wir folgende indische Arten:

Acanthodiscus Hoockeri (Strach.) Blanf. sp.
» *La Touchei* n. sp.
» *acanthoptychus* n. sp.
» *Smithi* n. sp.
» aff. *hystricoides* Uhl. sp.

Bei diesen Formen sind zwischen zwei Hauptrippen stets eine, zwei, selbst drei schwächere Zwischenrippen entwickelt, von denen eine aus dem Innenknoten der Hauptrippe hervorgeht.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Externknoten sind klein und neigen zu allmählicher Abschwächung, nur mit den Mittelknoten sind lange Dornen verbunden. Das Externband ist ziemlich schmal. Die Loben haben breite Stämme bei mäßiger Entwicklung und schwacher Verästelung der Zweige.

Man könnte zwischen dieser und den vorhergehenden Gruppen eine schärfere Grenze ziehen, wären nicht im Bereiche dieser Gruppen Formen, wie *A. octagonoides* und *A. Sömmerringi*, vorhanden, bei denen die Zwischenrippen noch nicht völlig obliteriert, sondern teilweise noch in schwachen Andeutungen vorhanden sind. Eine strenge Grenze ist daher auch hier zu ziehen nicht möglich. Von europäischen Formen scheinen sich *A. perornatus* Retowski, *A. Rütimeyeri* Sarasin et Schöndelm. (non Ooster), *A. sub-Chaperi* Sar. et Schöndelm. und *A. hystricoides* Uhl. hier anzuschließen.

Noch weniger scharf ist die vierte Gruppe gesondert. Wir stellen hieher folgende Arten:

Acanthodiscus Michaelis Uhl. sp.
» *Hoheneggeri* Uhl. sp.
» *Paquieri* Simionescu sp.
» *sub-Chaperi* Retowski (non Sar. u. Schö.).
» *Rouvillei* Math.
» *pseudo-Malbosi* Sar. et Schöndelm. sp.
» *incompositus* Retowski sp.
» » *discrepans* Retowski sp.
» *Rütimeyeri* Oost. p. p.
» *spitiensis* n. sp. (Spiti shales).
» aff. *Michaelis* Uhl. sp. (Spiti shales).
» *tibetanus* n. sp. (Spiti shales).
» *asiaticus* n. sp. (Spiti shales).
» aff. *asiaticus* n. sp. (Spiti shales).
» n. sp. ind. aff. *spitiensis* n. sp. (Spiti shales).
» *Ruprechti* Oppel sp. (Spiti shales).

Bei diesen Formen macht sich ein noch stärkeres Vorwiegen der Rippen bei gleichzeitigem Zurücktreten der Knoten geltend. Die Zahl der Zwischenrippen beträgt drei bis vier. Die Umgänge sind höher und schlanker, die Lobenstämme

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sind reichlicher verzweigt. Bei mehreren dieser Arten wird das äußere Gesamtbild ziemlich entschieden von den Rippen und nicht von den Dornen beherrscht und daher scheinen sich diese Arten von der vorhergehenden Gruppe ziemlich weit zu entfernen. Aber auch hier bestehen Zwischenglieder, die eine enge Verkettung vermitteln. Eine Art, wie der bei der vorhergehenden Gruppe genannte *A.* aff. *hystricoides*, könnte fast ebensogut zu dieser wie zu der vierten Gruppe gestellt werden.

Bei aller Mannigfaltigkeit bilden die eben besprochenen vier Gruppen dennoch eine in sich geschlossene Einheit. Ihnen steht eine vereinzelte Form, *A. himalayanus* n. sp., gegenüber, die man mit den übrigen Typen nicht vereinigen kann. Das Vorderende zeigt trituberculate Skulptur, das innere Gewinde ist aber bis zum Durchmesser von 60 *mm* mit ungespaltenen, aus Nahtknoten hervorgehenden Bündelrippen vom Typus der *Aulacostephanus*-Skulptur bedeckt. Unter den europäischen Neokomhopliten zeigen ein ähnliches Verhalten nur *H. hystrix* (Bean) Neum. Uhl. und *H. spiniger* v. Koen. aus dem norddeutschen Hils.

Diese merkwürdigen Formen stellen uns vor zwei Eventualitäten: Entweder sehen wir die *Aulacostephanus*-Skulptur des inneren Gewindes im Sinne des phylogenetischen Grundgesetzes für maßgebend an oder wir lassen uns von der trituberculaten Skulptur des mittleren und erwachsenen Stadiums leiten. In jenem Falle wäre die trituberculate Skulptur eine Neuerwerbung des mittleren Stadiums, die zu einer sehr auffallenden Konvergenz des *Aulacostephanus*-Stammes mit dem Stamme der neokomen Hopliten führte. In diesem wären die Bündelrippen als caenogenetische Erwerbung im Jugendstadium anzusehen und die fraglichen Formen an den Stamm der Neokomhopliten anzuschließen.

Eine definitive Entscheidung dieser Frage ist bei der Mangelhaftigkeit unseres Materiales zur Zeit nicht möglich. Wenn man aber bedenkt, daß die fraglichen Formen mit den Neokomhopliten in vielen Merkmalen übereinstimmen und auch die übrigen *Acanthodiscus* trotz ihrer augenscheinlichen Einheit verschiedene Jugendzustände aufweisen, wird man sich zu dem Anschlusse dieser Formen an den Stamm der Neokom-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hopliten hinneigen. In diesem Sinne ist *H. himalayanus* hier als *Acanthodiscus* bezeichnet. Ob die Gruppe des *A. himalayanus* und *hystrix* innerhalb der Gattung *Acanthodiscus* eine so selbständige Stellung einnimmt, daß für sie eine besondere Gattungsbezeichnung erforderlich wäre, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten.[1]

c) Costate Formen.

Die costaten Hopliten Europas zerfallen in eine Anzahl von engeren Gruppen, die ziemlich unvermittelt nebeneinander stehen. Man konnte erwarten, daß sich unter den zahlreichen indischen Arten solche finden würden, die zwischen diesen Gruppen vermitteln und Übergänge schaffen. Das ist aber nicht der Fall; die indischen Arten lassen sich teils ungezwungen mit europäischen spezifisch identifizieren, teils zeigen sie dieselben Gruppenmerkmale, teils bilden sie besondere mit europäischen verwandte Gruppen. Die relative Selbständigkeit der verschiedenen Gruppen der costaten Hopliten hat demnach durch die zahlreichen indischen Formen keine Einbuße, sondern vielmehr eine weitere Bestätigung erfahren. Es ist ja kaum zu bezweifeln, daß spätere Funde noch manche Übergänge zu unserer Kenntnis bringen werden, dennoch aber ist trotz aller Verwandtschaft die relative Selbständigkeit der verschiedenen Gruppen der costaten Hopliten eine auffallende Tatsache, welche auch in der Systematik zum Ausdrucke kommen sollte. Dies kann in passender Weise durch Aufstellung einer Anzahl von Untergattungen geschehen. Verglichen mit den Gattungen der Triasammoniten oder den von S. Buckman aufgestellten Gattungen des Oberlias und des Unteroolithes erscheint der Umfang unserer Untergattungen sehr weit.

Wir unterscheiden unter den costaten Hopliten des Neokoms folgende Gruppen und Untergattungen.

---

[1] Ein besonderer Gattungsname für *H. hystrix* existiert bereits. Er wurde von Hyatt aufgestellt, der sonderbarerweise im stande war, den involuten, mit entschiedenen Hoplitenloben versehenen *H. hystrix* mit der evoluten und *Lytoceras*-Loben zeigenden *Pictetia* Uhl. in eine Familie zu vereinigen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

1. Gruppe des *Hoplites pexiptychus*, *Kilianella* nov. subgenus.

Kleine Formen mit verhältnismäßig einfacher Lobenlinie. Fast stets treten ziemlich deutliche, nicht selten selbst tiefe Einschnürungen auf. Die Rippen zeigen bald eine nur leicht angedeutete, bald ausgesprochene Sichelform; sie verlaufen von der Nabelwand bis ungefähr zu der Mitte der Umgänge in gerader radialer Richtung und biegen hier plötzlich stark nach hinten um, um sich erst nahe der Externseite wieder nach vorn zu neigen. Einzelne Rippen spalten sich auf halber Umgangshöhe, andere verlaufen ungespalten von der Naht zur Externseite. Die Zahl der ungespaltenen Rippen ist bei einzelnen Formen größer als die der Spaltrippen. Die große Mehrzahl der Rippen entspringt einzeln an der Nabelwand, nur wenige Rippen vereinigen sich hier zu Rippenpaaren. Bei manchen Formen treten an der Rippenspaltungsstelle leichte Knötchen oder Verdickungen auf. Externteil glatt, beiderseits von verdickten, häufig auch stark verbreiterten und mit einem Knötchen versehenen Rippenenden begleitet. Der Querschnitt der Umgänge ist verhältnismäßig niedrig, elliptisch oder gerundet achteckig, Gehäuse ziemlich flach und weitnabelig.

Zur Untergattung *Kilianella* gehören folgende Arten:

Kilianella pexiptycha Uhl. (= *A. Roubaudi* d'Orb., teste Kilian).
» *asperrima* d'Orb. sp.
» cf. *asperrima* d'Orb. (Uhl.).
» *sinuosa* d'Orb. sp.
» *epimeloides* (Mgh.) Parona.
» *Isaris* Pomel sp.
» *Roubaudi* Pavlow.
» *constricta* n. sp.
» n. sp. aff. *pexiptycha* Uhl.
» n. sp. ind.
» *leptosoma* n. sp.

Französische Forscher stellen *Kil. pexiptycha* in den Formenkreis des *H. neocomiensis*. Nach Kilian ist die Unterscheidung eines *H. neocomiensis* mit entfernt stehenden Rippen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

von einem *H. pexiptychus* mit feineren Rippen nicht immer ganz leicht.[1] Auch Ch. Sarasin betrachtet diese Formen als zu einer und derselben Gruppe gehörig und P. Lory, der diesen Formen eine spezielle Arbeit gewidmet hat, spricht sogar von direkten Übergängen von *H. pexiptychus* zu *H. neocomiensis*.

Ich selbst habe diese Auffassung niemals im vollen Umfange geteilt, sondern bei aller zugegebenen Verwandtschaft dieser Formen dennoch eine etwas schärfere Grenze zwischen *H. pexiptychus* und *H. neocomiensis*[2] vermutet.

Die neuen indischen Typen bestärken mich in diesem Zweifel. Sie zeigen die bezeichnenden Merkmale der *Pexiptychus*-Gruppe in vorzüglicher Ausprägung ohne Hinneigung zu *H. neocomiensis* oder einer anderen Gruppe der costaten Hopliten. Das spricht deutlich für die relative Selbständigkeit der *Pexiptychus*-Gruppe in dem hier angegebenen Umfange. Wohl sind nicht bei allen Formen die Einschnürungen gleich stark ausgebildet, auch ist die Sichelform der Rippen nicht immer so deutlich, wie etwa bei *Kilianella* aff. *pexiptycha* und bei *Kilianella* n. sp., endlich variiert auch die Zahl der ungespaltenen und der Einzelrippen, dennoch aber ist die Bedeutung dieser Merkmale in ihrer Gesamtheit nicht zu verkennen.

Keiner anderen costaten Hoplitengruppe kommen Einschnürungen zu,[3] bei keiner anderen Gruppe sind die Rippen so deutlich sichelförmig gestaltet und spielen Einzelrippen und ungespaltene Rippen eine große Rolle, keine andere Gruppe enthält so kleine Gehäuse. Diese eigentümlichen Merkmale berechtigen wohl zur Aufstellung einer besonderen Gattung, deren Bestand trotz ihres geringen Umfanges selbst in dem Falle gesichert wäre, wenn künftige Funde engere Beziehungen dieser Gruppe zu anderen ergeben sollten, als man bisher

[1] Fossiles du crét. inf. de la Provence, Bull. Soc. géol. France, 3. sér., t. 16, p. 660.

[2] Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischter Schichten, p. 32.

[3] Abgesehen von dem merkwürdigen *H.* n. sp. ind. aff. *perisphinctoides* Uhl. aus dem Valanginian der Schlesischen Karpathen (Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischter Schichten, Taf. VI, Fig. 1, p. 52).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

annehmen kann. Die große Zahl der Einzelrippen erinnert an die Gattung *Berriasella*; jene tithonische Form, die von Roman als *H. pexiptychus* (non *H. pexiptychus* Uhl.) abgebildet wurde und die wir schon bei Besprechung der Gattung *Berriasella* erwähnt haben, bildet ein Bindeglied zwischen *Kilianella* und und der primitiven Gattung *Berriasella.*

2. Gruppe des *Hoplites Thurmanni*, Untergattung *Thurmannia* Hyatt.[1]

Auch diese Gruppe umfaßt nur wenig Arten. Wir stellen von indischen Arten nur *Thurmannia Boissieri* Pictet sp., *Thurmannia Kingi* n. sp. und *Thurmannia* cf. *rarefurcata* Pict. hieher und können auch von europäischen Hopliten vorläufig nur *Thurmannia Thurmanni* Pict. et Camp., *Th. Boissieri* Pictet und Campiche, *Th. Albini* Kil., *Th. Paquieri* Simionescu und *Th. rarefurcata* Pictet hier einreihen.

Auf die besonderen Eigentümlichkeiten des *H. Thurmanni* hat zuerst Kilian[2] eindringlich aufmerksam gemacht. Er hat gezeigt, daß bei *H. Thurmanni* ebenso wie bei *H. neocomiensis* und *H. amblygonius* Bündelrippen auftreten, die auf den Flanken gespalten sind; während aber die Spaltung bei *H. amblygonius* und *neocomiensis* auf verschiedener Höhe, bald oberhalb, bald unterhalb der Flankenmitte erfolgt, tritt sie bei *H. Thurmanni* stets auf gleicher Höhe oberhalb der Flankenmitte auf.

Diese Gabelung der Rippen auf gleicher Umgangshöhe oberhalb der Flankenmitte ist nun nicht bloß für *H. Thurmanni*, sondern auch für die übrigen hieher gestellten Arten sehr bezeichnend und verleiht dieser Gruppe im Vereine mit andern Merkmalen eine gewisse Selbständigkeit. Die Rippen sind auf den Flanken wenig geschwungen, fast perisphinctenartig, und zeigen erst in der Nähe der Externseite eine deutliche Krümmung nach vorn. Auf der Externseite sind die Rippen im jugendlichen und mittleren Wachstumstadium unterbrochen, die Rippenenden sind aber nur wenig verdickt und deutlich

---

[1] Zittel-Eastman Textbook of Palaeontology, p. 585.

[2] Sur quelques Céphal. nouv. un peu connus, Grenoble 1892, p. 10.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

quergestellt. Im ausgewachsenen Stadium rundet sich die Externseite, über welche die Rippen ununterbrochen und nur leicht abgeschwächt hinwegsetzen. Die Zahl der Einzelrippen ist bei manchen Formen größer als die Zahl der Bündelrippen. Besonders auf den inneren Umgängen scheint die Zahl der Einzelrippen sehr groß zu sein, die Skulptur zeigt da eine nicht geringe Ähnlichkeit mit *Berriasella* und mit dem knotenlosen Jugendstadium gewisser *Acanthodiscus*, wie *A. Michaelis* Uhl. Diese Ähnlichkeit wird durch die Neigung zur Verdickung der Ursprungsstelle der Bündelrippen an der Nabelwand und der oberen Gabelungsstelle noch vermehrt.

Die Lobenlinie ist nicht bei allen Formen bekannt, bei *H. Thurmanni* nähert sie sich nach Kilian der von *H. pexiptychus* und *neocomiensis*.

Die Untergattung *Thurmannia* ist unzweifelhaft weniger gut charakterisiert und weniger scharf gesondert als die Untergattung *Kilianella*. Nichtsdestoweniger dürfte auch ihr eine gewisse Selbständigkeit nicht abzusprechen sein. Die Berippung zeigt einen primitiveren Charakter als z. B. bei *H. neocomiensis* und *amblygonius* und kann trotz einer gewissen allgemeinen Ähnlichkeit nicht auf die gleiche Stufe wie die der genannten Arten gestellt werden. Größer ist die Ähnlichkeit der Berippung mit *H. Theodorii* Opp., soferne auch bei dieser Art häufig Einzelrippen auftreten und die Rippen auf den Flanken nur wenig geschwungen und perisphinctenartig ausgebildet sind. Aber bei *H. Theodorii* und den nächsten Verwandten dieser Art sind die Rippen tief gespalten, so daß sich auch hier ein etwas verschiedener Typus der Berippung ergibt.

Bei dem Umstande, daß die Sonderung dieser Gruppe nicht besonders scharf, ihr Umfang aber sehr klein ist, würden wir die Aufstellung einer Untergattung vielleicht unterlassen haben, wenn nicht schon A. Hyatt die bekannteste Form dieser Gruppe, *H. Thurmanni*, zum Typus einer besonderen Gattung erhoben hätte.

Wir können hoffen, daß spätere Funde und eine genauere Untersuchung des europäischen Materiales zu einer schärferen Charakterisierung dieser Gattung führen werden, als wir sie heute zu geben in der Lage sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

3. Gruppe des *Hoplites varians* n. sp. und *Hoplites ambiguus* Uhl., *Sarasinella* n. subgenus.

Die Formen dieser kleinen Gruppe sind auf den inneren Umgängen mit bald mehr, bald minder stark ausgeprägter trituberculater Skulptur versehen, die am letzten Umgange verschwindet und hier von ungespaltenen, leicht geschwungenen Bündelrippen abgelöst wird. Das trituberculate Stadium erinnert an gewisse *Acanthodiscus*; während aber diese auf den inneren Umgängen einfache Rippen tragen und erst im mittleren und erwachsenen Stadium die trituberculate Skulptur annehmen, tritt hier der entgegengesetzte Entwicklungsgang ein: die trituberculate Skulptur zeichnet das Jugendstadium aus und wird im erwachsenen Stadium von costater Skulptur verdrängt.

Die äußere Form des Gehäuses zeigt keine besonderen Merkmale, sie ist ungefähr dieselbe wie bei *Thurmannia* und der folgenden Untergattung. Auch die Lobenlinie folgt im allgemeinen demselben Grundtypus wie *Thurmannia* und *Neocomites*, doch verdient hervorgehoben zu werden, daß der Endast des ersten Lateral bei mehreren Arten nicht streng in der Fortsetzung der Mittellinie des Stammes gelegen, sondern ein wenig nach innen gerückt ist.

Leichte Andeutungen von Knoten findet man, wie wir bemerkt haben, auch bei manchen Thurmannien. Man könnte daher geneigt sein, der meistens schwachen Knotenskulptur der Gruppe des *H. varians* keine besondere Bedeutung zuzuschreiben und diese Gruppe an die vorhergehende oder die folgende anzuschließen. Gegen eine derartige Auffassung spricht aber der Umstand, daß sich aus der Knotenskulptur ungespaltene oder nur selten gespaltene Rippenbündel entwickeln und so im Altersstadium ein Skulpturtypus entsteht, der, wie wir schon erwähnt haben, an *Aulacostephanus* erinnert.

In Europa zählen zu unserer Gruppe nur *H. (Sarasinella) ambiguus* Uhl., *H. (Sarasinella)* aff. *ambiguus* Uhl. und wahrscheinlich auch *H. campylotoxus* Uhl. aus dem Unterneokom der schlesischen Karpathen. Diesen spärlichen Vertretern können wir im Himalaya eine etwas größere Anzahl von Arten zugesellen, und zwar:

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Sarasinella varians n. sp.
» *subspinosa* n. sp.
» n. sp. ind. aff. *subspinosa* n. sp.
» n. sp. aff. *ambigua* Uhl.

Die asiatischen Formen schließen sich eng an die europäischen an und wir müssen daraus den Schluß ziehen, daß wir es hier mit einem wohl individualisierten Hoplitenzweige zu tun haben, dessen Entwicklungsrichtung von den übrigen Hopliten beträchtlich abweicht. Dieses Verhältnis erfordert die Aufstellung einer besonderen Untergattung für diese Gruppe, die wir als *Sarasinella* bezeichnen wollen.

An diese Untergattung schließen wir provisorisch drei Formen an, bei denen die Skulptur ausschließlich aus gespaltenen, zu Bündeln vereinigten Rippen besteht und ein trituberculates Stadium bisher nicht bekannt ist. Diese Formen sind *H. Cautleyi* Oppel sp. (non *Spiticeras Cautleyi* Oppel sp.) aus den Spiti shales *H. tescheneusis* Uhl. aus dem Valanginian der schlesischen Karpathen, *H. fascicularis* d'Orbigny sp. und *H. Desori* Pict. et. Camp. Diese Arten sind bisher leider nur unvollständig bekannt und wir können uns daher kein abschließendes Urteil über sie bilden. Vielleicht haben wir in ihnen Typen zu erblicken, die das trituberculate Stadium sehr frühzeitig überwunden oder selbst völlig aus der ontogenetischen Entwicklung ausgestoßen haben. *H. campylotoxus* Uhl. könnte als Übergangsform aufgefaßt werden, da bei dieser Art noch Spuren von Mittelknoten vorhanden sind, die hier schon vollständig fehlen. Wir könnten uns aber auch vorstellen, daß diese Arten von *Aulacostephanus* etwa unter Vermittlung von *H. progenitor* Zitt. abstammen. Die Ähnlichkeit mit dem erwachsenen Stadium von *Sarasinella* würde in diesem Falle als Konvergenzerscheinung aufzufassen sein. Bei der geringen Anzahl der vorliegenden Funde ist zur Zeit eine endgültige Aufklärung dieser Frage nicht möglich. Bis dahin wollen wir diese interessanten Formen provisorisch bei *Sarasinella* unterbringen.

Mit dieser Untergattung hat ferner noch eine merkwürdige, große Art aus dem schlesischen Unterneokom, *H. austro-*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

silesiacus Uhl., gewisse Beziehungen. Auch bei dieser Art geht eine trituberculate Jugendskulptur auf dem letzten Umgange in costate Skulptur über. Die Rippen dieser letzteren vereinigen sich aber nicht zu Bündeln, sondern entspringen einzeln und spalten sich im oberen Teile der Flanken. Vermutlich repräsentiert auch diese Form einen selbständigen kleinen Seitenzweig, über dessen Entwicklung und Bedeutung man gegenwärtig noch kein Urteil abgeben kann.

4. *Neocomites* nov. subgenus.

Unter dieser Bezeichnung fasse ich die Hauptmasse der costaten Hopliten des Neokoms zusammen. Zwar kann man hier bei näherer Betrachtung eine Anzahl kleinerer, durch gewisse Eigentümlichkeiten ausgezeichneter Gruppen unterscheiden, allein die Beziehungen dieser Gruppen sind so innig, daß eine generische Sonderung derselben nicht zweckmäßig erscheint.

a) Die erste Gruppe benennen wir nach einer altbekannten und weitverbreiteten Form als Gruppe des *Neocomites neocomiensis*. Die Skulptur besteht hier bekanntlich aus einem Wechsel von Einzelrippen und Rippenpaaren. Die Einzelrippen sind bald einfach, bald gegabelt; bei den Rippenpaaren ist in der Regel eine Rippe einfach, die andere gegabelt. Die Gabelung erfolgt zumeist in Flankenmitte, häufig etwas darüber, seltener etwas darunter. Verdickungen und Knoten treten nur am Ursprung der Rippen an der Nabelwand und an der Externkante auf. Mittelknoten fehlen. Die Externseite, die Form des Gehäuses und die Loben sind so oft geschildert worden, daß es überflüssig ist, hierauf näher einzugehen.

Zu dieser Gruppe gehören:

Neocomites neocomiensis d'Orb. sp.
» *castellanensis* d'Orb. sp.
» *heliacus* d'Orb. sp.
» *vicarius* Vacek.
» *scioptychus* Uhl.
» sp. (Uhlig, Ceph. Teschener Sch. Taf. VI, Fig. 7.)
» *perisphinctoides* Uhl.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Neocomites nivalis n. sp. (Spiti shales).
» *montanus* n. sp. (Spiti shales).
» *indomontanus* n. sp. (Spiti shales).

Von amerikanischen Arten dürften *Neocomites Teuchi* Felix und wohl auch *N. Hyatti* Stanton hieher gehören.

b) Gruppe des *Neocomites amblygonius.*

Neocomites amblygonius Neum. Uhl. (= *noricus* Schloth. Röm.) und die Varietäten *planicosta* und *euryomphalus* v. Koenen.
» *oxygonius* Neum. Uhl.
» *regalis* (Bean.) Pavl.
» *paucinodus* Neum. Uhl.
» *longinodus* Neum. Uhl.
» *curvinodus* Phill.

Das bezeichnende Merkmal dieser Gruppe besteht in der eigenartigen Entwicklung des ersten Seitenlobus; an den kurzen, trichterförmigen Stamm schließen sich ein übermäßig entwickelter äußerer Seitenast, ein sehr schwacher innerer Seitenast und ein sehr langer, nach innen gerückter Endast an.

Man hat diese Gruppe wegen ihres Vorkommens im norddeutschen, englischen und russischen Neokom als bezeichnend für die nordeuropäische Neokomfauna angesehen. Später schien es eine Zeitlang, als hätte man die provinziell faunistische Bedeutung dieser Gruppe ein wenig überschätzt, da W. Kilian mit vollem Recht auf die enge Verwandtschaft der *Amblygonius*-Gruppe mit *H. neocomiensis* hinweisen konnte.

In der Tat besteht hinsichtlich der Skulptur und der Form des Gehäuses kein nennenswerter Unterschied zwischen *H. neocomiensis* und *H. amblygonius.* Erst die Lobenlinie enthüllt die Differenz: der erste Lateral des *H. neocomiensis* ist subsymmetrisch ausgebildet, mit gleichmäßig breitem Stamm, fast gleich starken Seitenästen und einem aus der Mitte des Stammes hervorgehenden Endaste; der erste Lateral des *H. amblygonius* dagegen zeigt die oben beschriebene unsymmetrische Beschaffenheit.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Trotz der engen Verwandtschaft zwischen *H. neocomiensis* und *H. amblygonius* hat man bisher meines Wissens bei alpinen Neokomiten noch niemals den norddeutschen Lobentypus nachgewiesen und umgekehrt. Diese Erfahrung hat sich auch neuerdings sowohl in Norddeutschland wie im karpathischen Teile Schlesiens bewährt. Sämtliche im Jahre 1901 beschriebenen Neokomiten der zur alpinen Provinz gehörigen oberen Teschener Schiefer Schlesiens zeigen ausnahmslos den alpinen Lobentypus, während die Hopliten Norddeutschlands, die v. Koenen 1902 bekannt gemacht hat, ebenfalls ausnahmslos den nordeuropäischen Typus erkennen lassen.[1] Wir haben also einerseits mit der wahren Verwandtschaft der *Amblygonius*-Gruppe mit *H. neocomiensis*, andrerseits aber auch mit der differenten Entwicklung der Loben im alpinen und außeralpinen Gebiete Europas zu rechnen. Die *Amblygonius*-Gruppe bleibt nach wie vor dem nordeuropäischen Gebiete vorbehalten und hat ihre Bedeutung in paläogeographischer Hinsicht durch den Nachweis der engen Verwandtschaft mit *Neocomites neocomiensis* keineswegs eingebüßt.

Unmöglich kann man die differente Lobenbildung dieser Gruppen unter den Begriff einer Variation im gewöhnlichen Sinne des Wortes bringen, denn die Abweichung der Loben tritt nicht bei verschiedenen, von derselben Lokalität herstammenden Individuen auf, sondern betrifft große, sich provinziell ausschließende Gruppen. Auch eine provinziell vikariierende Variation liegt nicht vor, da ein zwar kleiner, aber doch nicht zu übersehender Unterschied des geologischen Alters besteht, indem die Gruppe des *Neocomites neocomiensis* dem Valanginian, die des *H. amblygonius* dem tiefsten Hauterivian angehört. Es würde also den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen, wollte man etwa den *H. amblygonius* als eine Varietät des *Neocomites neocomiensis* hinstellen. Wir

[1] Selbst diejenige norddeutsche Form, die A. v. Koenen als *H. neocomiensis* d'Orb. (?) bezeichnete, hat einen unsymmetrischen ersten Lateral; sie stimmt mit *H. neocomiensis* in einem wichtigen Merkmale nicht überein und kann daher mit dieser Art nicht identifiziert werden. Das dürfte auch schon dem ausgezeichneten Kenner des deutschen Neokoms, A. v. Koenen, vorgeschwebt haben, da er diese Bestimmung mit einem Fragezeichen versah.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

müssen daher an dem spezifischen Unterschied zwischen *Neocomites neocomiensis* und *N. amblygonius* entschieden festhalten; fraglich kann nur bleiben, ob wir beide mit demselben Gattungsnamen bezeichnen oder gar für die *Amblygonius*-Gruppe eine besondere Untergattung schaffen sollen. Die erstere Eventualität scheint dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens am besten zu entsprechen und ich stelle daher die ganze Gruppe des *H. amblygonius* zur Untergattung *Neocomites*.

c) Gruppe des *Neocomites calliptychus* n. sp. mit

Neocomites calliptychus n. sp. (Spiti shales).
» *pycnoptychus* n. sp. (Spiti shales).
» *Walkeri* n. sp. (Spiti shales).
» *Nikitini* n. sp. (Spiti shales).
» aff. *Walkeri* n. sp. (Spiti shales).
» aff. *Nikitini* n. sp. (Spiti shales).

Diese Gruppe enthält vorwiegend kleinere Formen mit gerundeten Flanken, schräger Nabelwand und ziemlich stark geschwungenen, auf verschiedener Höhe gespaltenen Rippen. Trotz ihrer engen Verwandtschaft mit der *Neocomiensis*-Gruppe, besonders mit *N. vicarius* Vac., kann man keine europäische oder amerikanische Art dieser indischen Gruppe zugesellen.

d) Gruppe des *Neocomites Theodorii* Oppel sp. mit *Neocomites Theodorii* Opp. sp., *N. indicus* n. sp., *N. volgensis* n. nom. (= *amblygonius* Pavlow), *N. fallax* Steuer sp. (?), *N. angulatiformis* Behrends (?). Die hieher gehörigen Formen haben scharfe, tiefgespaltene, fast fadenförmige Rippen und zeigen ein keilförmig zugeschärftes Gehäuse mit schmaler Externfurche, die bei größeren Exemplaren von den Rippen quer übersetzt wird.

e) Gruppe des *Neocomites odontodiscus* n. sp. mit

Neocomites odontodiscus n. sp. (Spiti shales).
» n. sp. aff. *odontodiscus* n. sp. (Spiti shales).
» n. sp. ind. (Spiti shales).
» *Burckhardti* (Mayer Eymar) Burckhardt (Argentinien).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lobenlinie und Skulptur weisen auch dieser Gruppe ihren Platz nahe neben *Neocomites neocomiensis* an. Was aber dieser kleinen Gruppe einen besonderen Charakter aufprägt, sind die ungemein breiten, flach gewölbten und wenig zahlreichen Wohnkammerrippen. Auf den ersten Blick hat *Steueroc. transgrediens* eine große Ähnlichkeit mit *N. odontodiscus*, bei näherer Betrachtung ist aber zu erkennen, daß Skulpturtypus und Lobenlinie verschieden sind.

5. *Solgeria* nov. gen. Gruppe des *Hoplites Leopoldinus*.

Solgeria Leopoldina d'Orb. sp.
» *gibbosa* v. Koen. (= *pronecostatus* Felix p. p.)
» *Leenhardti* Kilian (= *neocomiensis* Pictet, non d'Orbigy).
» *laeviuscula* v. Koen.
» *Brandesi* v. Koen.
» cf. *cryptoceras* (d'Orb.) v. Koen.
» *Bodei* v. Koen.
» aff. *Arnoldi* (Pict.) v. Koen.
» *paraplesia* Uhl.
» *Zitteli* Uhl.
» *biassalensis* Karakasch.
» *Inostranzewi* Karakasch.
» *Kurmyschensis* Stschirowski.
» *menensis* Stschirowski (?)
» *cryptoceras* d'Orb. (?)
» *heteroptycha* Pavlow.
» *Karakaschi* Uhl. (= cf. *Desori* Karak.).
» *Neumayri* Behrends sp. (?).

Der allgemeine Skulpturtypus und die Form des Gehäuses sind ähnlich wie bei *Neocomites*. Einzelne Arten haben sogar eine Skulptur, die von *Neocomites neocomiensis* kaum zu unterscheiden ist, so besonders *S. paraplesia*. Andere Arten zeigen eine leichte Neigung zur Knotenbildung, wie *Solgeria* aff. *Arnoldi* v. Koen., *S. Zitteli* Uhl., *S. Karakaschi* Uhl., *S. heteroptycha* Pavl., bei wieder anderen verschwinden allmählich die Rippen auf den Flanken und lassen nur nahe der Extern- und

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Innenseite leichte Spuren zurück. Bei *S. Leopoldina* ist diese Rückbildung der Rippen im erwachsenen Stadium bekanntlich am weitesten vorgeschritten. Zahlreiche geschwungene Rippen am oberen Teile der Flanken kennzeichnen *H. cryptoceras*, der nach A. v. Koenen vermutlich auch zur *Leopoldinus*-Gruppe gehört.[1]

Der Gesamtheit dieser Arten prägt die Lobenlinie einen gemeinsamen Stempel auf. Nach der herrschenden und wohl auch begründeten Anschauung wären diese Loben mit ihrer geringen plumpen Verzweigung und ihren niedrigen breiten Stämmen als reduktiv anzusehen. Der erste Lateral erhält infolge stärkerer Entwicklung und höherer Stellung des äußeren Seitenastes eine auffallend unsymmetrische Gestalt. Schon d'Orbigny hat diese Lobenform bei *H. Leopoldinus* gut dargestellt, später Sarasin und in neuerer Zeit bei vielen Arten namentlich A. v. Koenen, der den ersten Laterallobus dieser Gruppe als unsymmetrisch gespalten bezeichnet. Die unsymmetrische Ausbildung der *Solgeria*-Loben kann mit den Loben der *Amblygonius*-Gruppe nicht auf eine Linie gestellt werden. Zwar ist auch bei der *Amblygonius*-Gruppe der äußere Seitenast des ersten Laterals länger und reicher verzweigt als der innere, aber er ist sehr schmal und die ganze Lobenlinie ist reich verzweigt. Bei *Solgeria* dagegen ist der Seiten- und Endast breit, plump und kurz gestaltet und die Verzweigung gänzlich reduziert.

Diese Differenz der Lobenbildung ist so groß, daß eine Vereinigung mit *Neocomites* ausgeschlossen ist, soferne man die Notwendigkeit zugibt, im Bereiche der allzuweiten Gattung *Hoplites* engere Unterscheidungen durchzuführen. Daß die Vereinigung der *Leopoldi*-Gruppe mit der obercretacischen

---

[1] *H. cryptoceras* bildete für A. Hyatt die Type der Gattung *Lyticoceras*. Wir können den Namen *Lyticoceras*, der zum Ersatze von *Neocomites* untauglich ist, auch für die *Leopoldinus*-Gruppe nicht verwenden, da Hyatt auch den *H. amblygonius* zu *Lyticoceras* stellte und daher eine andere Begrenzung dieser Gattung im Sinne hatte wie wir. Ferner steht auch nicht fest, ob die leider noch immer mangelhaft bekannte Art *H. cryptoceras* wirklich hieher gehört.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gattung *Hoplitides* A. v. Koenen auch nicht befriedigt, hat Solger[1] hervorgehoben. *Hoplitides* hat einen weiteren Nabel, ferner auf den inneren Windungen eine vertiefte, von zwei glatten Kanten begleitete Externseite und eine Berippung, deren stärkste Stelle am oberen Teile der Flanken gelegen ist und nicht wie bei *H. Leopoldi* an der Externseite und an der Nabelwand. Dies beweist, daß wir es in *Hoplitides* mit einer mit *H. Leopoldinus* nicht näher verwandten Gruppe zu tun haben. Die Berufung Solger's auf den angeblichen fast völligen Mangel von Hilfloben bei *H. Leopoldi* trifft zwar nicht zu, da bei dieser Art, wie Ch Sarasin gezeigt hat, zwei deutliche, von breiten Sätteln getrennte Hilfsloben entwickelt sind; dennoch aber kann es nicht zweifelhaft sein, daß eine Vereinigung von *Hoplitides* mit der *Leopoldi*-Gruppe den natürlichen Verhältnissen nicht entspricht.

Die Hauptentwicklung der Gattung *Solgeria* ist nach unseren jetzigen Kenntnissen in das Mittelneokom zu versetzen; einzelne Arten, wie *Solgeria paraplesia* Uhl., *Zitteli* Uhl., *kurmischensis* und *menensis* Stschir., erscheinen schon im Unterneokom. Kein Übergang führt von *Neocomites* oder einer anderen Hoplitengattung zu *Solgeria*. Unvermittelt steht *Solgeria* neben *Neocomites* und merkwürdigerweise kann man in einzelnen Fällen sogar von Parallelformen von *Solgeria* und *Neocomites* sprechen, die einander in Form und Skulptur, nicht aber in den Loben gleichen. Ein gutes Beispiel für diese Erscheinung bilden *S. paraplesia* mit unsymmetrischem und *N. neocomiensis* mit subsymmetrischem ersten Lateral.[2] Andre Beispiele führt A. v. Koenen[3] an.

Eine recht befriedigende Erklärung dieser Erscheinung scheint sich auf den ersten Blick auf Grund der von Solger aufgestellten und nicht schlecht gestützten Hypothese zu ergeben, daß die Reduktion der Loben mit dem Übergange von der schwimmenden zur kriechenden Lebensweise in Beziehung stehe.

---

[1] Ammonitenfauna der Mungokalke und das geologische Alter der letzteren, p. 128.

[2] Cephalopodenfauna der Teschener Schichten etc., p. 60, 35.

[3] Ammonitiden des norddeutschen Neokoms, p. 169.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Solgerien müßten nach dieser Annahme mit verschiedenen Arten von *Neocomites* zusammenhängen, die von der schwimmenden zur kriechenden Lebensweise übergegangen sind, und müßten daher einer unnatürlichen Zusammenfassung von Typen entsprechen, die hauptsächlich durch ähnliche Lebensweise einander genähert sind. Die Mehrzahl der Formen, wie besonders *S. gibbosa*, *gibbosula*, *Leenhardti*, *Brandesi*, *Leopoldi*, *heteroptycha* erwecken aber den Eindruck einer durchaus geschlossenen natürlichen Gruppe. Allerdings ist unsere Kenntnis der Neokomfauna im allgemeinen noch sehr lückenhaft und gestattet kein endgültiges Urteil; es scheint aber, daß die größere Wahrscheinlichkeit für die natürliche Zusammengehörigkeit der Solgerien spricht.

Noch ein weiterer Umstand ist für die Erklärung der Parallelformen mit Hilfe der Solger'schen Hypothese nicht günstig. Die Erscheinung der Parallelformen kommt auch im Bereiche der Oppelien der Spiti shales vor; hier zeigen *Oppelia acucincta* und *Oppelia (Streblites) Griesbachi* bei sehr ähnlicher, dem Typus nach sehr übereinstimmender Form und Skulptur des Gehäuses grundverschiedene Loben. Da aber die Loben beider Parallelspezies stark zerschlitzt sind und keine von beiden eine Reduktion der Loben, die auf kriechende Lebensweise zurückzuführen wäre, erkennen läßt, so ergibt sich, daß diese Erscheinung der Parallelspezies auch ganz unabhängig von schwimmender oder kriechender Lebensweise auftreten kann.

Bei der Mangelhaftigkeit unseres Materiales kann man über diese merkwürdigen Verhältnisse noch nicht endgültig aburteilen, der Name *Solgeria* hat daher auch nur eine provisorische Bedeutung. Aber schon der technische Ordnungswert, der sich aus der Zusammenfassung dieser Formen ergibt, ist so groß, daß er die Schaffung eines Gattungsnamens rechtfertigt.

Wenn wir *S. Leopoldina* an *S. gibbosa* und *S. Leenhardti* (= *neocomiensis* Pictet et Camp.) anreihen, so stehen wir im Gegensatze zu der Auffassung Pictet's,[1] der den *H. Leopoldinus*

[1] Ste. Croix, p. 243.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit *H. radiatus* in Beziehung setzte, ja sogar die spezifische Vereinigung beider Arten für möglich hielt. Nach Pictet und Campiche sind die Jugendstadien dieser Arten kaum voneinander zu unterscheiden. Diese Behauptung stimmt aber mit anderen Erfahrungen nicht überein. *A. radiatus* aus Norddeutschland und *A. subradiatus* aus den Spiti shales sowie die nächst verwandten Arten zeigen nun nicht die geringsten Beziehungen zu *S. Leopoldina*. Die Lobenlinien sind gänzlich verschieden und die Jugendformen lassen, wie bei *A. subradiatus* und auch bei *A. radiatus* beobachtet ist, schon im frühesten Stadium die typische *Acanthodiscus*-Skulptur erkennen. Wir können daher diese Formen unmöglich an *S. Leopoldina* anschließen. Vielleicht beziehen sich die Beobachtungen von Pictet und Campiche auf eine wirklich mit *S. Leopoldina* verwandte Art, die zur Knotenbildung neigt und eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit *H. radiatus* besitzt.

Eine andere Lösung fände dieser Widerspruch, wenn A. v. Koenen's Vermutung zuträfe, daß der Pictet'sche *Amm. Leopoldi* in Wirklichkeit nicht dem d'Orbigny'schen entspricht, sondern eine mit normalen Loben versehene, von A. v. Koenen[1] *H. Kiliani* genannte Art bildet. Eine auf das Studium der Pictet'schen Originalstücke begründete Aufklärung dieses Wiederspruches wäre sehr zu wünschen.

III. Die Hopliten des Aptian und Gault.

Die Armut des Oberneokoms an Hopliten erschwert in hohem Grade die Beurteilung des Zusammenhanges der Hopliten des Aptian und Gault mit denen des Neokoms. Die vereinzelten Formen des Barremians, wie *H. Feraudi* d'Orb., *H. Soulieri* Math., *H. cruasensis* Torcapel,[2] schließen sich vermutlich an den Stamm der Neokomhopliten an. Eine Anzahl

[1] Ammonitiden des norddeutschen Neokoms, p. 168.

[2] Während des Druckes entnehme ich einer Arbeit von G. Sayn und F. Roman (Bull. Soc. géol. France, 4 sér., t. IV, 1904, p. 630), daß *H. cruasensis* nicht, wie Torcapel angegeben hat, dem Barremian, sondern dem unteren Hauterivian angehört.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

andrer, ursprünglich als *Hoplites*, auch als *Acanthoceras* beschriebener Arten sind von D. Anthula[1] mit knotentragenden Formen vereinigt und zur Gattung *Parahoplites* erhoben worden. Auch diese Gattung dürfte aus dem Stamm der Neokomhopliten hervorgegangen sein und dasselbe gilt wohl auch für die kleine, geologisch wichtige Gruppe des *H. Deshayesi* und *H. Weissi*, für welche ebenfalls eine besondere generische Bezeichnung geschaffen werden sollte.

Im Gault treten uns nebst den Parahopliten und der *Deshayesi*-Gruppe einige Formen, wie *H. furcatus* Sow. (*Dufrenoyi* d'Orb.) und *H. lurensis* Kilian entgegen, die man auf Grund ihrer Skulptur mit Ch. Sarasin als Nachkommen des Stammes der Neokomhopliten ansehen kann. An diese Formen, besonders an *H. lurensis*, scheinen sich die noch etwas extremer gestalteten Arten *H. regularis* Brug., *H. tardefurcatus* Leym. und vielleicht auch *H. Michelini* d'Orb. anzuschließen. Auch *H. splendens* Sov. könnte vielleicht zu dieser Gruppe gehören.[2]

Diese Formen bilden nur eine schwache Minorität gegenüber den reichverzierten Typen, die Neumayr bei der Begründung der Gattung *Hoplites* besonders im Auge gehabt haben dürfte und auf die man daher nach dem Vorgange Steuer's und Hyatt's die Gattung *Hoplites* beziehen muß, wenn man sie im engeren Sinne verwenden will als Neumayr.

Unter diesen echten Hopliten sind einige durch sehr tiefe Externfurchen ausgezeichnet (*H. falcatus* Mant., *H. curvatus* Mant., *H. lautus* Parkins., *H. tuberculatus* Sow., *H. auritus* Sow.), während bei der Hauptmasse die Externseite normal ausgebildet ist (*H. denarius* Sow., *Archiaci* d'Orb., *interruptus* Brug., *Raulini* d'Orb., *Deluci* Brongn., *dentatus* Sow., *Benettiae* Sow., *Brongniarti*, *vraconnensis* Pict. et Camp., *Renauxi* d'Orb., *chabrenanus* Pict., *Senebierianus* Pict., *Engersi* Rouill., *Canavarii* Par. et Bon., *talitzianus* Rouill.).

---

[1] Kreidefossilien des Kaukasus, Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns, XII., p. 109.

[2] Für *H. splendens* errichtete Hyatt die neue Gattung *Anahoplites* (Textbook of Palaeontology by Zittel-Eastman, p. 584). Es ist nicht bekannt, wodurch sich Hyatt zu dieser Aufstellung veranlaßt fand und wie er diese Gattung umgrenzt haben wollte.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der wesentliche Unterschied dieser Hopliten s. str. gegenüber dem Stamme der Neokomhopliten besteht, wenn wir von kleinen Differenzen der Lobenlinie absehen, in dem Mangel von Mittelknoten und dem Mangel von Rippenspaltung auf dem oberen Teile der Flanken bei den ersteren. Bei den Gaulthopliten sind nur Intern- und Externknoten vorhanden. Aus den Internknoten entspringen Bündel von zwei bis drei ungespaltenen Rippen, so daß ein Skulpturtypus entsteht, der im wesentlichen mit dem von *Aulacostephanus* übereinstimmt. Wie sich unter den oberjurassischen *Aulacostephanus* fein- und grobrippige Typen finden, so differenzieren sich auch die Gaulthopliten in fein- und grobrippige Formen. Hiedurch ist die Möglichkeit gegeben, die Gaulthopliten als Ausläufer von *Aulacostephanus* zu betrachten.

Andrerseits läßt sich nicht verkennen, daß die große Lücke zwischen den *Aulacostephanus* des Kimmeridge und Tithon und den echten Gaulthopliten dieser Annahme nicht günstig ist. In diese Lücke fallen zwar die Gruppen des *H. Cautleyi*, des *H. himalayanus* und *hystrix*, die, wie wir gesehen haben, möglicherweise eine Fortsetzung des *Aulacostephanus*-Stammes bilden. Allein diese teilweise trituberculaten Gruppen zeigen keine deutlichen Beziehungen zu den Gaulthopliten und sind also nicht geeignet, die Lücke auszufüllen. Ferner ist nicht zu übersehen, daß gewisse Formen, wie *H. furcatus*, *splendens*, *regularis*, *tardefurcatus*, eine Art Mittelstellung zwischen den Neokom- und den Gaulthopliten einnehmen. Sie schließen sich nach ihrer Skulptur enger an die Neokomhopliten an, scheinen aber doch auch zu den Gaulthopliten gewisse Beziehungen zu haben.[1]

In Würdigung dieser Verhältnisse haben sich bedeutende Kenner, wie A. von Koenen[2] und Ch. Sarasin,[3] für den Zu-

[1] Für die Beurteilung dieser Verwandtschaftsverhältnisse ist vielleicht der Umstand von Belang, daß die Innenknoten von *H. regularis* nach der Darstellung Pictet's (Grès verts, pl. 7., Fig. 3, p. 331) aus den Mittelknoten der Jugendwindungen hervorgehen.

[2] Ammonitiden des norddeutsch. Neokoms, p. 171.

[3] Quelq. consid. sur les gen. *Hoplites* etc., Bull. Soc. géol. France, 3. sér., t. 25, p. 776.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sammenhang der Gaulthopliten (Gruppe des *H. interruptus* bei *Sarasin*) mit dem Stamme der Neokomhopliten ausgesprochen, während Hyatt die Gattung *Hoplites* s. str., also die tuberculaten Gaulthopliten, an *Reineckia* anschließt. Wir können hoffen, daß künftige genaue Studien an umfassendem Material diese Frage der Lösung näher bringen werden. Bis dahin halten wir an der Annahme eines Zusammenhanges der Hopliten des Gault mit denen des Neokoms fest, weil sie als die wahrscheinlichere erscheint.

Die wenig zahlreichen Hopliten der Oberkreide sind im allgemeinen noch wenig bekannt und wenig gewürdigt, ihre näheren Verwandtschaftsverhältnisse sind noch nicht spruchreif.

In den voranstehenden Zeilen ist der Versuch gemacht, die übergroße Formenfülle der alten Gattung *Hoplites* zu zergliedern und eine systematische Übersicht zu gewinnen. Vielleicht ist es dabei auch gelungen, einige natürliche Gruppen herauszufassen. Weit größeren Schwierigkeiten als dieses Unternehmen begegnet der Versuch, die Entwicklungsreihen oder den »Stammbaum« der Hopliten festzustellen. Nicht nur die Unvollständigkeit unseres Materials, sondern auch die in der Sache selbst gelegenen Schwierigkeiten gewähren nur wenig Aussicht, daß sich ein derartiger Versuch über das Niveau einer rein hypothetischen Zusammenstellung erhebt. Das Beispiel der echten Gaulthopliten, die uns fast ebensoviel Anlaß zum Anschluß an den *Aulacostephanus*-Stamm wie an den Stamm der Neokomhopliten geben, mahnt hier zur größten Vorsicht.

Aber auch wenn wir über die Frage der Abstammung der Gaulthopliten hinweggehen, bleibt noch manche Unsicherheit zurück. Vielleicht das sicherste Ergebnis ist die vermittelnde Stellung der Gattung *Berriasella* zwischen *Perisphinctes* und dem Stamme der Neokomhopliten. Im Kimmeridge und Untertithon herrschen Perisphincten, im Obertithon und der Berriasstufe Perisphincten, Berriasellen und Hopliten, im Neokom Hopliten. Dieses geologische Auftreten und die engen morpho-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

logischen Beziehungen zwischen *Perisphinctes* und *Berriasella* einerseits und zwischen *Berriasella* und den Neokomhopliten andrerseits drängen uns, wie wir gesehen haben, zu der Annahme, daß die Neokomhopliten über *Berriasella* aus dem Perisphinctenstamme hervorgegangen sind.

Aus der Gattung *Berriasella*, an die sich in der indischen Provinz die Gattung *Blanfordia* anschließt, scheinen sich einerseits trituberculate Formen, die wir unter dem Namen *Acanthodiscus* zusammengefaßt haben, andrerseits costate Typen herausgebildet zu haben. Mehrere *Acanthodiscus* zeigen, wie wir bemerkt haben, Jugendstadien, die völlig der Gattung *Berriasella* entsprechen. Da aber diese *Acanthodiscus* mit allen übrigen, auch mit den am stärksten abgeänderten Formen (wie *A. octagonus*, *subradiatus*, *radiatus*, *Sayni*), auf das innigste zusammenhängen, so sehen wir uns genötigt, die gesamten Formen der Gattung *Acanthodiscus* auf einen gemeinsamen Ursprung aus *Berriasella* zurückzuführen, obwohl die Jugendstadien dieser am stärksten abgeänderten Formen für sich betrachtet keinen Anlaß dazu geben.

Unter den costaten Formen, die ebenfalls in *Berriasella* ihre Wurzel haben, bilden *Kilianella* und *Thurmannia* etwas primitivere, die Neokomiten etwas vorgeschrittenere Typen. Die primitiven und kleinen Gruppen *Kilianella* und *Thurmannia* sind mit der umfangreichen Gattung *Neocomites* so nahe verwandt, daß man sie recht wohl auch als Untergattungen an *Neocomites* als Gattung anreihen kann. Im Barremian und Aptian entwickeln sich aus diesem Stamme die Gruppe des *H. Deshayesi* und vielleicht auch die ferner stehende Gattung *Parahoplites Anthula*.

Die kleine Gattung *Sarasinella* nimmt zwischen tuberculaten und costaten Formen eine Mittelstellung ein. Das innere Gewinde zeigt leichte Knotenskulptur, die auf der Wohnkammer in Bündelrippen übergeht. Man kann daher diese Gruppe als einen kleinen, von *Acanthodiscus* abgehenden und eine neue Mutationsrichtung einschlagenden Zweig ansehen. Weit größeres Interesse gewänne dieser Zweig, wenn man nachweisen könnte, daß auch *H. Cautleyi* Opp. sp. und *H. teschenensis* Uhl., Arten, bei denen die Bündelrippenskulptur

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

das ganze Gewinde bedeckt, damit zusammenhängen. Dieser Beweis ist aber, wie wir bemerkt haben, vorläufig nicht zu erbringen.

Noch unsicherer als die Stellung der Gattung *Sarasinella* ist das Wesen der eigentümlichen Gattung *Solgeria*.

Müssen wir uns sonach mit der Erkenntnis abfinden, daß wir von den mächtigen Stämmen der Neokomhopliten und der Aulacostephanen gegenwärtig nur wenige Verzweigungen mit einiger Sicherheit verfolgen können, so ergeben sich vielleicht aus dem Auftreten und der Folge der Formen irgendwelche Vorstellungen über die Art und Weise der Entwicklung.

Würtenberger und Neumayr haben für die knotentragende Gattung *Aspidoceras* folgenden Entwicklungsgang erkannt: Zuerst entsteht die äußere, dann die innere Knotenreihe, worauf im Laufe der Entwicklung bei den geologisch jüngeren Formen zuerst die äußere und dann die innere Knotenreihe rückgebildet wird. Für Würtenberger war das ein Beispiel dafür, daß sich die Veränderungen der Schalenmerkmale der Ammoniten zuerst auf dem äußeren Umgange, der Wohnkammer bemerkbar machen und daß dann eine solche Veränderung bei den nachfolgenden Generationen sich nach und nach immer weiter gegen den Anfang der Gehäusespirale fortschiebt. Er legte mit diesem und anderen Beispielen bekanntlich den Grund für die Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes auf die Ammoniten und leitete das »Gesetz der Anpassung im reiferen Lebensalter« und das »Gesetz der frühzeitigen Vererbung« ab.[1]

Viele Jahre später bildete S. Buckman[2] eine ähnliche Vorstellung über den Entwicklungsgang von Ammonitenstämmen (*Zürcheria*, *Deroceras*, *Paltopleuroceras*) aus, allein er ließ für diese Entwicklung eine wesentlich andere Deutung zu, indem er sie in einen aufsteigenden, progressiven, und in einen absteigenden, degenerativen Ast gliederte und so der Vorstellung einer zyklischen Entwicklung der Ammoniten Raum gab. Der

---

[1] L. c. p. 94 bis 99. »Ausland« 1873, p. 26.

[2] Quarterly Journal Geol. Soc. London vol. 95, p. 461, vol. 45. Palaeontogr. Soc., Monograph Infer. Oolite Ammonites VI, p. 289.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aufsteigende Ast soll jeweils von glatten zu gestreiften und gerippten und im Akmestadium zu tuberculaten Formen führen; im parakmastischen Stadium soll umgekehrt die Rückbildung von tuberculaten zu berippten und glatten Typen vor sich gehen. Mit Recht bemerkte F. A. Bather,[1] daß diese Art der Entwicklung sowohl mit dem De Vries'schen wie mit dem Darwin'schen Schema in Widerspruch stehe.

Bei dem Stamme der Neokomhopliten, der mit seinen ausgezeichneten tuberculaten Formen zur Prüfung dieser Vorstellung sehr geeignet ist, besteht eine derartige zyklische Entwicklung augenscheinlich nicht. Eine große Gruppe von Formen nimmt zwar die tuberculate Skulptur an, andre große Gruppen zeigen eine kräftige Rippen- und eine Knotenskulptur, aber die absteigenden Entwicklungsäste vermissen wir gänzlich. Wohl haben wir in *Sarasinella* Formen vor uns, bei denen die Mittelknotenreihe am Vorderende des Gehäuses verschwindet, aber die Innen- und Außenknoten persistieren und mit dem Verschwinden der Mittelknoten ist nicht ein Rückgang zum früheren, sondern ein Fortschreiten zu einem neuen Skulpturtypus (Bündelrippen) verbunden. Wir vermögen also bei keiner Gruppe der Hopliten jene zyklische Entwicklung zu erkennen, die sich aus der Buckman'schen Auffassung ergibt.

Die Darwin'sche Entwicklungsvorstellung gipfelt in der Annahme allmählicher Übergänge. Solche Übergänge kennen wir beim Stamme der Neokomhopliten im Rahmen gewisser Arten und auch von einer Art zur nächststehenden, wie z. B. bei *Blanfordia Wallichi* und ihren nächsten Verwandten. Andere Arten dagegen und besonders die Gattungen zeigen, wie wir im vorhergehenden wiederholt bemerkt haben, im allgemeinen Anzeichen einer relativen Selbständigkeit. Einzig die Gattung *Berriasella* entspricht so ziemlich den Anforderungen, die wir an den Übergang von Gattung zu Gattung im Sinne der allmählichen schrittweisen Entwicklung stellen müssen. Gewiß ist es durchaus nicht zu bezweifeln, daß sich bei reichlicherem Material die Zahl und Bedeutung der Übergänge

[1] Quart. Journal Geol. Soc. vol. 59, p. 473.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wesentlich steigern wird, allein durch diese Erwägung wird der Eindruck doch nicht ganz beiseitigt, daß nicht genügende Tatsachen vorliegen, um die Entstehung der Arten auf dem Wege der allmählichen Entwicklung der Formen als einzig und ausschließlich herrschend hinzustellen. Mindestens liegen die Verhältnisse nicht so, um uns das Gewicht von Tatsachen übersehen zu lassen, die für eine teilweise abweichende Auffassung des Entwicklungsganges der Ammoniten sprechen.

In denselben Schichten, in denen in Europa die primitive *Berriasella* auftritt, finden wir neben dieser vom älteren *Perisphinctes*-Typus nur wenig abweichenden Gattung auch schon costate Hopliten und dornentragende *Acanthodiscus*. Von diesen *Acanthodiscus* treten aber nicht etwa nur die primitiveren Typen, sondern auch schon stark abgeänderte, ja selbst schon die am stärksten differenzierten Formen auf, die wir im Bereiche dieser Gattung überhaupt kennen.

Die Differenzierung der costaten Neokomhopliten und der *Acanthodiscus* erfolgt somit ungemein rasch; wie mit einem Schlage sehen wir die verschiedensten Typen auftauchen, ohne allmähliche Übergänge und eine schrittweise Verkettung nachweisen zu können. Ebenso sprunghaft treten die Hopliten des Barremian und des Gault in die Erscheinung und auch hier erfolgt eine ungemein rasche Differenzierung. Diese Art des Auftretens der Hopliten erweckt die Vorstellung, daß bei diesen Ammoniten zeitweilig eine sprunghafte Entwicklung, eine rasche Dispersion der Arten oder, wenn man will, eine explosive Entwicklung eingetreten sei.

Ähnlich wie die hier behandelten verhalten sich aber auch manche andere Ammonitenstämme. Besonders diejenigen Cephalopodentypen, die Neumayr[1] als »unvermittelt auftretende« bezeichnet hat, weisen eine ähnliche plötzliche Dispersion der Arten auf. Mit diesem Verhalten kontrastiert lebhaft die langsame, träge Entwicklung, die man z. B. bei der alpinen Gattung *Phylloceras* nachweisen kann. Nur sehr langsam und wirklich schrittweise vollzieht sich hier im Verlaufe der Jura- und

[1] Jahrbuch geol. Reichsanst. 28. Bd., 1878, p. 37.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Kreideformation die Abänderung von Art zu Art. Ähnlich wie *Phylloceras* verhält sich in der Juraformation die Gattung *Lytoceras*; aber im tieferen Teile der Kreideformation kommt gleichsam neues Leben in diese bis dahin sich träge entwickelnde Gattung; unvermittelt zweigen sich hier neue Untergattungen oder Gattungen vom alten Stamme ab und es entstehen zahlreiche evolute, aus der Spirale tretende Formen.

Neumayr konnte noch das »plötzliche Erscheinen neuer Cephalopodengruppen in einer großen Anzahl gleichzeitig auftretender Gattungen und Arten« auf Migration zurückführen (l. c. p. 78). Wir sehen aber, daß diese merkwürdige Erscheinung der plötzlichen Artenbildung sich auch bei Stämmen einstellt, die in dem betreffenden Entwicklungsgebiete als autochthon bezeichnet werden müssen, wie bei dem Stamme der Neokomhopliten in Europa und Indien oder bei den cretacischen Lytoceren im alpin-mediterranen Gebiete. So bieten uns die fossilen Cephalopoden neben Beispielen für allmähliche und schrittweise, auch solche für unvermittelte und sprunghafte Artenbildung.